

Univerzita Karlova v Praze

Pedagogická fakulta

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2015

Adam Honskus

Univerzita Karlova v Praze  
Pedagogická fakulta  
Katedra biologie a environmentálních studií

## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Současný pohled na biologii teropodních dinosaurů

Current view on the biology of theropod dinosaur

Adam Honskus, DiS.

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Vasilis Teodoridis, Ph.D.

Studijní program: Specializace v pedagogice

Studijní obor: Biologie, geologie a environmentalistika se zaměřením na vzdělávání

2015

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Současný pohled na biologii teropodních dinosaurů vypracoval pod vedením vedoucího práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále prohlašuji, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne

.....

podpis

Rád bych poděkoval za odborné vedení mé práce doc. RNDr. Vasilisovi Teodorisovi, Ph.D. Za usměrnění, kam by práce měla vést, cenné rady a připomínky, které mi dal, a za tvůrčí volnost, kterou jsem při psaní práce měl. Za zaslané materiály a články, které nejsou volně přístupné, a komentář k nim chci též poděkovat osloveným paleontologům Phillipu J. Curriemu, PhD., Kentu Stevensovi, PhD., Ms.C. Serjoschovi Eversovi a Denverovi W. Fowlerovi, PhD.

**ANOTACE:**

Předkládaná bakalářská práce cíleně sumarizuje dostupná data z morfologie, anatomie, ekologie, etologie, ontogeneze a fylogeneze teropodních zástupců nadřádu Dinosauria, která vycházejí z nejnovějších výsledků aplikace moderních vědeckých metod a technologií na tuto skupinu plazů. Jedná se především o metody laserového snímání, počítačové tomografie, analýzu elektronovým mikroskopem a rekonstruování virtuálních a fyzických modelů. Výsledky těchto metod zcela zásadně změnily historický a dogmatický pohled na tuto fascinující skupinu dinosaurů, která vládla po dobu 150 milionu let na Zemi.

**KLÍČOVÁ SLOVA:**

morfologie, anatomie, ekologie, etologie, fylogeneze, teropodi, dinosauři, mezozoikum

**ANNOTATION:**

This bachelor thesis has summarised available data from morphology, anatomy, ecology, ethology, ontogeny and phylogeny of theropod representatives of the clade Dinosauria that are based on the recent results deriving from the application of modern scientific methods and technologies. Main methods are laser scanning, computed tomography, electron microscope analysis and virtual and physical model reconstruction. Application of these results have changed radically historical and dogmatic point of view on this fascinating group of dinosaurs that had ruled on the Earth for more than 150-million years.

**KEYWORDS:**

morphology, anatomy, ecology, ethology, phylogeny, theropods, dinosaurs, Mesozoic

## Obsah

1 Úvod.....	9
2 Historie objevů.....	11
2.1 Počátek výzkumů.....	11
2.2 Renesance dinosaurů.....	13
3 Nadřád dinosauria .....	14
3.1 Původ .....	14
3.2 Anatomie skeletu .....	15
3.2.1 Obecná anatomie.....	16
3.2.2 Saurischia.....	19
3.2.3 Ornithischia.....	20
3.2.4 Theropoda .....	20
4 Taxonomie a fylogeneze .....	22
4.1 Systematika dinosaurů .....	22
4.2 Evoluce teropodů .....	23
5 Současná biologie teropodů .....	28
5.1 Ontogeneze a růst.....	28
5.1.1 Velikost a množství vajec .....	28
5.1.2 Rychlost růstu a pohlaví .....	29
5.1.3 Morfologie, hmotnost a věk juvenilních a dospělých jedinců .....	31
5.2 Integumentární struktury.....	33
5.2.1 Pernatý pokryv .....	33
5.2.2 Barva.....	36
5.3 Ektotermie vs. endotermie .....	37
5.4 Predační adaptace .....	42

5.4.1 Anatomie smyslových ústrojí .....	42
5.4.2 Encefalizační kvocient .....	47
5.4.3 Lokomoce .....	48
5.4.4 Usmrcení kořisti.....	51
6 Paleoekologie a etologie teropodů .....	54
6.1 Potrava .....	54
6.2 Potravní návyky .....	60
6.3 Strategie predace a společenské chování .....	64
6.4 Nemoci.....	66
7 Vyhynutí dinosaurů.....	68
7.1 Teorie zániku .....	68
7.2 Chicxulubský meteorit.....	69
7.3 Následky dopadu.....	71
8 Závěr .....	73
Seznam použitých obrázků .....	75
Seznam použitých informačních zdrojů .....	78



## 1 Úvod

Dinosauři přes 150 let fascinují odborníky i laickou veřejnost jako zástupci jedné z nejúspěšnějších skupin živočichů v historii naší planety. Za tu dobu se pohled na dinosaury dramaticky změnil. Idea hloupých, pomalých a nemotorných plazů je dávno překonána a my si uvědomujeme, že tato zvířata neobývala Zemi přes 180 milionů let náhodou. Přestože nám paleontologie přinesla za poslední léta množství nových informací, je možné, že o některých věcech se pravdu nedozvíme nikdy. Výklad fosilních nálezů je složitá disciplína a teorie se mění doslova každým dnem. Navíc bez přímého pozorování nemůžeme říci, že něco tak skutečně bylo, i když tomu důkazy nasvědčují. Například, že dráp zadní končetiny malých dromeosaurů mohl pomáhat dravcům lézt po stromech, ale ve skutečnosti si nemůžeme být jisti, jestli dromeosauri lezli po stromech. Při vyslovování hypotéz musí být vědci opatrní a tento fakt mít na zřeteli.

Cílem práce je podat ucelený přehled o současném stavu výzkumu a nejnovějších výsledcích studia dravých dinosaurů z kladu Theropoda. Jelikož se jedná o velmi široké téma, zaměřil jsem se pouze na nejdůležitější otázky týkající se problematiky morfologie, anatomie, ekologie, etologie, ontogeneze a fylogeneze těchto plazů.

Práce je členěna do osmi kapitol včetně úvodu a závěru. Zde v úvodu charakterizuji strukturu práce a její cíle a v druhé kapitole se věnuji historii prvních objevů. Obsah třetí kapitoly je popisný, má za cíl definovat různé skupiny dinosaurů a jejich anatomii. Dále v kapitole čtyři řeším taxonomii a fylogenezi teropodních dinosaurů. Přestože taxonomie a anatomie jsou nedílnou součástí výzkumu dinosaurů, samostatná diagnóza anatomických znaků jednotlivých kladů by vydala na několik dalších prací, a proto je podrobněji nerozvádím. V kapitolách pět a šest se věnuji paleobiologii, paleoekologii a etologii teropodních dinosaurů, jak je chápou dnešní paleontologové. Řeším otázky ontogeneze, opeření, predčních adaptací, potravních návyků, apod. V poslední kapitole textu předkládám současnou verzi vyhynutí dinosaurů s jejím historickým vývojem.

Při používání názvů taxonů se mění názvosloví, protože jména se počesťují. Například o čeledi Tyrannosauridae se může poté psát jako o tyransauridech, čeled' Troodontidae jsou troodontidi, Carcharodontosauridae jsou karcharodontosauridi, apod. V práci se velmi často věnuji druhu *Tyrannosaurus rex*. Důvodem je, že tento nejznámější dravý dinosaur je i mezi paleontology stále oblíbeným tématem, takže velká část studií je zaměřena právě na tyransaury. Dalším faktorem je, že se jedná o druh, jehož fosilie jsou mezi teropodními dinosaury nejčetnější a nejkompletnější.

V textu často cituji Phila Currieho jako „osobní sdělení“. Během přípravy a vyhledávání informací k mé bakalářské práci jsem využíval internetový server Coursera nabízející různé MOOC (Massive Open Online Course). Přihlásil jsem se na kurz Dino 101, který nabízela univerzita v kanadské Albertě a připravil jej se svým týmem výše zmíněný Phillip J. Currie, PhD. Výuka probíhala ve 12 lekcích studováním dodaných materiálů (výuková videa, interaktivní moduly a texty) zakončených online testem po každé lekci. Množství získaných informací bylo obrovské a celý kurz byl skvělá zkušenost. Velké překvapení a radost mi udělalo, když několik světově uznávaných paleontologů odpovědělo na můj e-mail s žádostí o poskytnutí informací. Oslovení pánové neměli nejmenší problém zaslat mi ještě nepublikované články s komentářem a odpovědět na mé otázky týkající se jejich studií. Proto bych Phillipu J. Curriemu, PhD., Kentu Stevensovi, PhD., Ms.C. Serjoschovi Eversovi a Denverovi W. Fowlerovi, PhD. znovu na tomto místě rád poděkoval.

## 2 Historie objevů

Fosilie dinosauřích kostí nacházeli lidé po celém světě již ve středověku a pravděpodobně i daleko dříve. Geologické procesy odkrývaly „hroby“ těchto vyhynulých tvorů nebo se k nim lidé náhodně dostávali vlastní činností. Do poloviny 19. století však nikdo nedokázal objevené fosilie identifikovat a správně klasifikovat. Američtí indiáni je považovali za pozůstatky mocných duchů a naleziště byla vyhlášena za svatá místa, američtí farmáři naopak kosti používali na stavbu svých přístřešků či plotů. V Číně se fosilie dinosaurů považovaly za kosti dávno vyhynulých draků s magickými schopnostmi, Číňané je drtili a přidávali do čajů pro posílení mužské potence, což se v některých provinciích k hrůze paleontologů děje dodnes (Mareš, 1993).

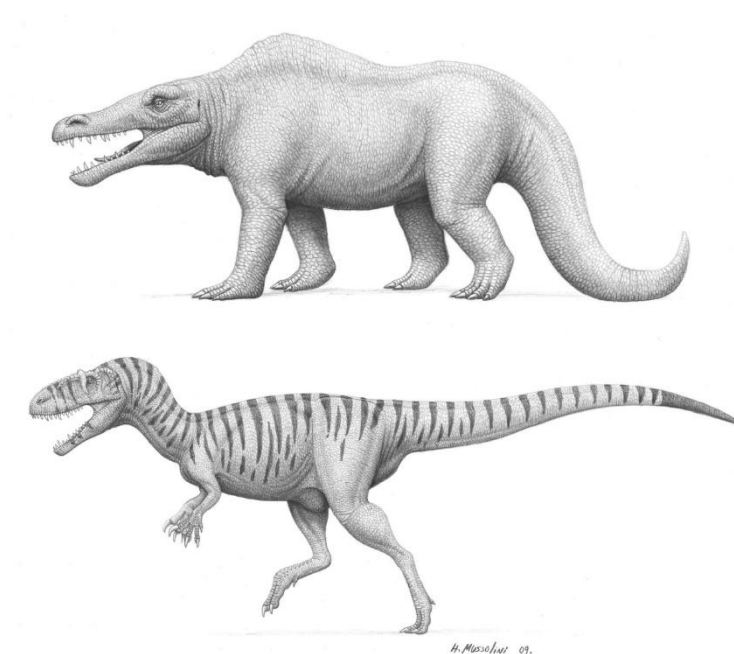
### 2.1 Počátek výzkumů

První vědecky popsanou fosilií byla spodní část femuru megalosaura nalezená v Cornwellu v Anglii roku 1676, avšak nejprve byla přiřazena ředitelem muzea Ashmolean Plotem lidskému obrovi a později roku 1763 ji Brooks originálně nazval „*Scrotum humanum*“, jelikož se domníval, že jde o zkamenělý šourek obrovského člověka (Naish, 2010).

Prvně se o dinosaurech zmiňuje Richard Owen, jenž název Dinosauria použil během veřejné přednášky roku 1841, který v překladu znamená „strašný ještěr“. Owen později popsal býložravé rody *Iguanodon* a *Hylaeosaurus* a na základě těchto tří exemplářů definoval 6 charakteristických znaků dinosaurů (Sabol, 2007):

- 1) velký suchozemský plaz, který se pohybuje na vzpřímených končetinách.
- 2) kost křížová je srostlá z 5 obratlů.
- 3) neurální oblouky zádočných obratlů jsou vysoké a široké.
- 4) žebra jsou na proximálním konci ukončena dvojitou hlavicí.
- 5) široké krkavčí kosti.
- 6) veliké tenkostěnné kosti končetin.

Owenem definované znaky dnes již nejsou dogmatem pro zařazení do nadřádu Dinosauria (viz kapitola 3. 2). Přestože Owen poukazoval na rozdíly oproti plazům, představa o dinosaurech a tehdejší kresby mají s plazy mnoho společného (viz obr. 1). Na původní ilustraci z 30. let 19. století se dnes díváme s úsměvem a nepochopením, ale vzhledem k tehdejšímu nedostatku fosilního materiálu se nemůžeme divit, že dravce vykreslili viktoriánští vědci tímto způsobem. Owen měl při popisu k dispozici několik křížových obratlů, kostrč, části ocasních obratlů, dvě žebra, neúplnou pánev a stehenní kost, úplně chyběla lebka a přední končetiny a podobně na tom byl s popisem iguanodona (Mareš, 1993; Sabol, 2007).



**Obr. 1** Kresby druhu *Megalosaurus bucklandii*. Nahoře představa Owena a tehdejších vědců. Dole moderní rekonstrukce (podle Mussoliniho, 2009).

V dalších letech byly objeveny fosilie na území USA a podle dostupných materiálů britský paleontolog Seeley (1887), který byl žákem Owena, rozdělil skupinu dinosaurů v systematice živočichů na dva řády a zařadil je do nadřádu Archosauria společně s tekodonty, pterosaury a krokodýly. Seeley (1887) si všiml zásadní charakteristiky dinosaurů a tou byla stavba pánve. Rozčlenil je na Saurischia s trojpraprscitou stavbou pánve, pánev plaziho typu, a Ornithischia s čtyřpraprscitou stavbou pánve, pánev ptačího typu.

## 2.2 Renesance dinosaurů

Počátkem a v první polovině 20. století se zájem o dinosaury dostával stále více na okraj paleontologického výzkumu. Až v 60. letech 20. století se rozmohly nové vykopávky a modernější technologie přinesly řadu zjištění, díky nimž vyvstalo obrovské množství otázek. Tomuto období na přelomu 60. a 70. let 20. století se říká renesance dinosaurů. Podobnost některých teropodních druhů s ptáky a otázka jejich příbuzenského vztahu rozdělila paleontologickou obec na dva tábory. Velikými zastánci názoru, že ptáci jsou přímými potomky dinosaurů, byli Bakker a Galton (1974), kteří chtěli vyčlenit ptáky a dinosaury jako samostatnou třídu obratlovců na základě jejich rychlého metabolismu, to se ovšem neseťkalo s úspěchem. Nicméně na konci tisíciletí byl paleontology univerzálně přijat závěr, že taxon Dinosauria představuje ptáky zahrnující monofyletickou skupinu (Sabol, 2007).

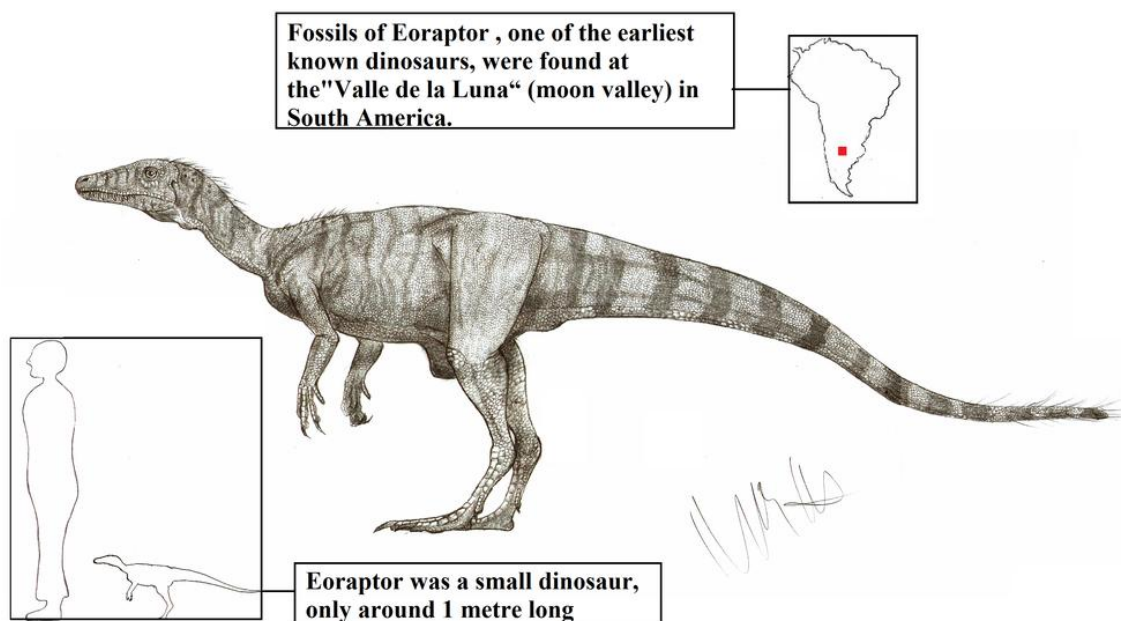
V novém miléniu se paleontologům dařilo získávat na výzkum stále větší množství finančních prostředků, což přináší kýžené výsledky na poli objevování nových fosilií. Nejvíce novinek přichází od expedic z Číny a Mongolska, ale léty prověřené lokality v Severní Americe, Kanadě a Argentině také nadále vydávají svá tajemství. Na počátku tisíciletí bylo známo přes 850 rodů dinosaurů, z čehož 300 bylo platných a dalších 550 rodů byla synonyma (Roček, 2002). Za 15 let se tento počet neuvěřitelným způsobem zvýšil až o 400 nových taxonů. Teprve čas ukáže, kolik z těchto nově zaznamenaných si uhájí pozici samostatného taxonu, ale například mezi léty 2010-2014 bylo na světových nalezištích objeveno přes 15 zástupců čeledi Tyrannosauridae, tedy značný nárůst oproti předchozím létům (Currie, osobní sdělení 2015).

### 3 Nadřád dinosauria

#### 3.1 Původ

Definovat nadřád Dinosauria je stále problematické vzhledem k nekončícím objevům, debatám o nich a jejich taxonomii. Pro prokázanou příbuznost k ptákům a současnému názoru na fylogenezi Sabol (2007, str. 9) říká, že: „*Dinosauria představují monofyletickú skupinu diapsidných archosaurích plazov, stojacich bližšie ku vtákom ako ku krokodílom, resp. dnes žijúcim plazom.*“

Přestože známe velké množství rodů a byly nalezeny značné počty zkamenělin pravděpodobných dinosaurů, stále se jedná jen o zlomek tehdejší dinosaurí fauny. Určit předka dinosaurů je tedy obtížné a až do 70. let 20. století, vzhledem k nedostatku fosilního materiálu, se názory měnily každou chvíli. Roku 1986 Gauthier předefinoval řád Archosauria na dvě skupiny: Pseudosuchia, kteří mají fylogeneticky blíže ke krokodýlům, a Ornithosuchia, kteří mají blíže k ptákům (Sabol, 2007). Argentinec Bonaparte našel spojitost mezi tekodonty a dinosaury po zevrubném zkoumání zkamenělin z triasových sedimentů v Rio Chanarensé a Rio Guala, kde byly nalezeny rody *Lagosuchus* a *Lagerpeton*. Oba plazi mají mnoho znaků společných se znaky dinosaurů, jako jsou dlouhé kosti končetin, náznak perforace v acetabulu a členění obratlů, což jim umožňovalo se pohybovat bipedně (po dvou nohách) a velmi rychle. Byl vytvořen klad Dinosauromorpha v rámci archosaurů, který zahrnuje dinosaury a jejich předky. Ve svrchotriasových argentinských sedimentech byly nalezeny i známější a lépe prozkoumané druhy *Herrerasaurus ischigualastensis* a *Eoraptor lunensis*, které vykazují daleko více společných znaků s dinosaury (viz obr. 2). Avšak u těchto druhů stále ještě nedošlo k redukci prstů na zadních končetinách, nemají všechny zásadní změny na lebce charakterizující klad Dinosauria a mají srostlé jen dva křížové obratle, což je podle většiny vědců (např. Holtz a Padian) řadí mezi dinosauromorfy, ne mezi dinosaury samotné. Jiní vědci (např. Sereno a Novas) je již řadí mezi bazální dinosaury (Sabol, 2007). Přesto se všichni shodují, že ke globální radiaci dinosaurů dochází ve svrchním triasu, kdy se tyto a další druhy (např. *Staurikosaurus*, *Chindesaurus*, *Alwalkeria* či *Agrosaurus*) hojně objevují v Severní Americe, Austrálii, Indii, Brazílii, Argentině a Evropě (Roček, 2002).



**Obr. 2** Ilustrace jednoho z prvních bazálních dinosaurů druhu *Eoraptor lunensis* s označeným místem nálezů v Jižní Americe (Valle de la Luna) a poměrem velikosti k člověku (podle Kunze, 2013).

Největší překážkou pro správnou taxonomii je nedokončený a obecně ne všemi přijatý systém platných anatomických, morfologických a fylogenetických znaků nadřádu, v důsledku tak nezbyváá než se přiklonit k jedné nebo druhé straně (Sabol, 2007). Proč a jak se z dinosaurů stala jedna z nejúspěšnějších skupin živočichů v historii naší planety je stále nejasné. Většina hypotéz vysvětluje jejich radiaci bipedním pohybem spojeným s rychlejším metabolismem, což poskytlo evoluční výhodu proti méně vyvinutým kvadrupedním plazům a savcům (Roček, 2002).

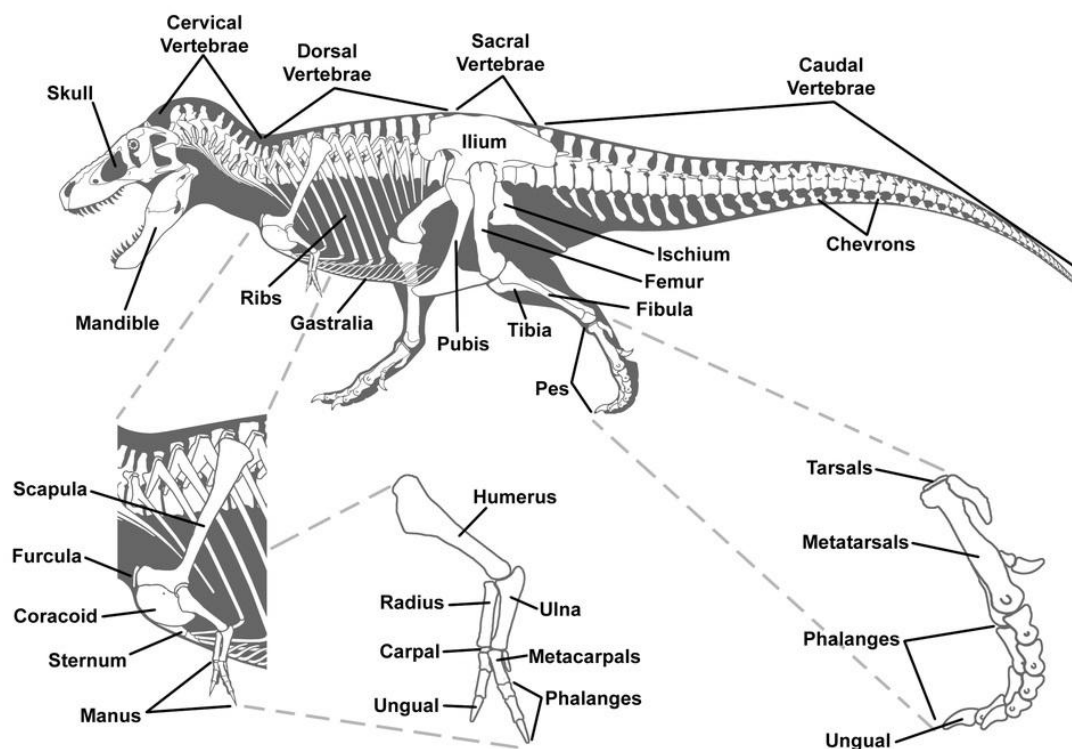
### 3.2 Anatomie skeletu

Výše zmiňuji, že přesný seznam diagnostických anatomických znaků kladu Dinosauria stále není dokončen a vychází z dob téměř před 30 lety, ale na jeho znění se dnes shodne drtivá většina paleontologů. Zaměření na popis anatomie skeletu má jednoduchý důvod: Kosti mají největší pravděpodobnost fosilizace a proto jsou stěžejní náplní práce paleontologů. Měkkým tkáním (svalstvo, vnitřnosti) se v této kapitole nevěnuji, jelikož nálezy jsou velmi ojedinělé.

### 3.2.1 Obecná anatomie

Vznik dinosaurů je spojen primárně s bipedním pohybem, který si vyžádal množství specializací nejen na zadních končetinách, ale i na zbytku skeletu. Bipední pohyb je umožněn natočením femuru k tělu do otevřené kyčelní jamky, která obsahuje otvor (tzv. perforované acetabulum), díky čemuž se zadní končetiny dostaly pod tělo. Na stehenní kosti jsou umístěny tři chocholíky (trochantery), kam se upínají velké svaly (*m. caudofemoralis*, *m. iliofemoralis externus*, *m. iliofemoralis medius*). Všechny klouby kromě kyčelního jsou ohebné jen v jedné rovině (tzv. kladkové klouby). Distální část zadní končetiny je ukončena mesotarsálním kloubem, který umožňuje chůzi po prstech (digitigrádní chůze), z čehož vnější prsty jsou kratší. Naprostá většina dinosaurů měla zadní končetiny delší oproti předním, to podporuje názor, že kvadrupedie (chůze po čtyřech končetinách) se vyvinula sekundárně z bipedních forem dinosaurů. Všechny dlouhé kosti včetně několika dalších jsou pneumatizované (odlehčené systémem dutin a trámek) a tenkostěnné, což vyústilo v zásadní odlehčení kostry (Roček, 2002). Ilustrace se základním popisem skeletu je na obr. 3.

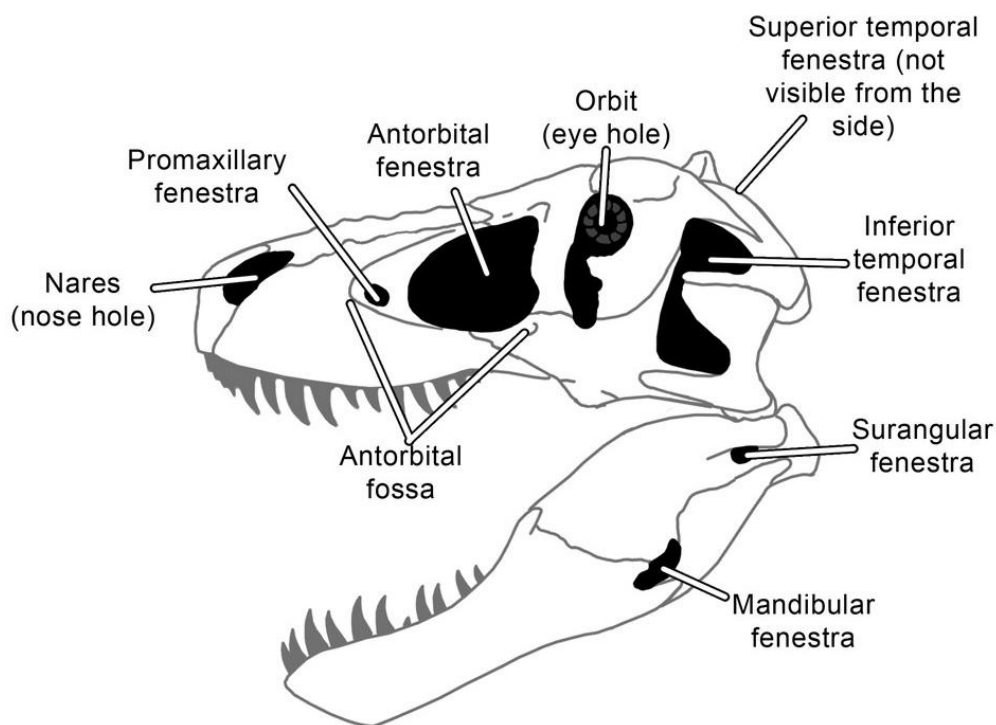




**Obr. 3** Nahoře kostra tyranosaura s popisem základních částí skeletu a dole se zvětšenými oblastmi předních a zadních končetin (podle Hartmana, 2013). Vysvětlivky: Skull - lebka; Mandible - spodní čelist; Vertebrae - obratle; Cervical - krční; Dorsal - zádové; Sacral - křížové; Caudal - ocasní; Ribs - žebra; Gastralia - břišní žebra; Pubis - kost stydká; Ilium - kost kyčelní; Ischium - kost sedací; Femur - kost stehenní; Tibia - kost holenní; Fibula - kost lýtková; Pes - noha; Chevrons - chevrony; Scapula - lopatka; Furcula - kost vidličná; Coracoid - kost krkavčí; Sternum - kost hrudní; Manus - ruka; Humerus - kost pažní; Radius - kost vřetenní; Ulna - kost loketní; Carpal - zápěstí; Metacarpals - kosti záprstní; Ungual - kost prstu; Phalanges - kosti prstů; Tarsals - nárt; Metatarsals - kosti zánártní

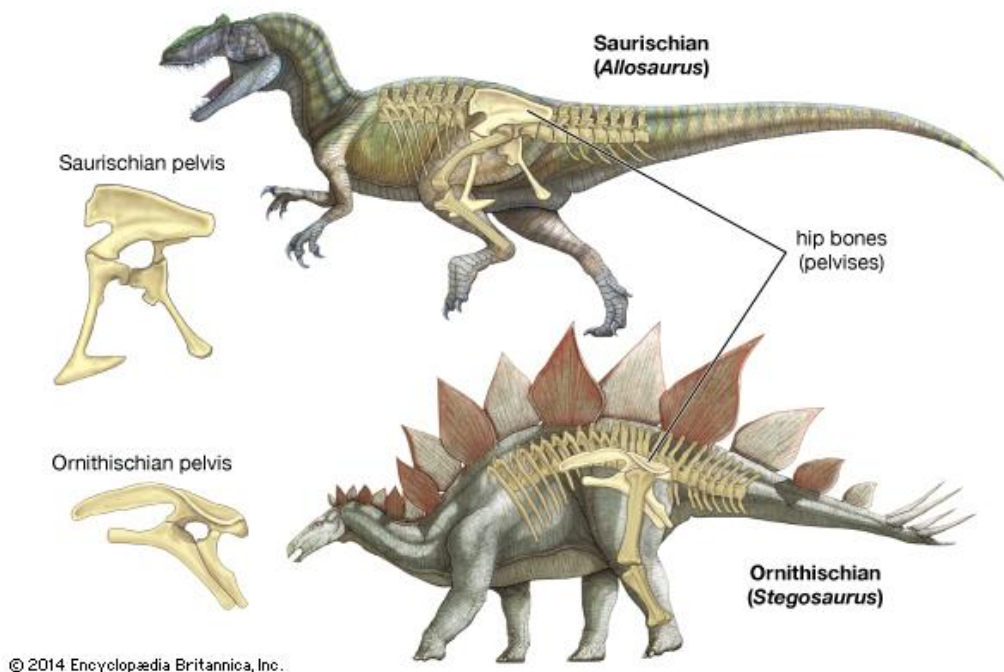
Trend v odlehčování kostry je patrný především na lebce, kde se objevují rozsáhlé jámy, tzv. okna (fenestrae). Dinosauři jsou diapsidní (mají dva spánkové otvory) potomci tekodontů se zuby umístěnými v jamkách, ale od původních jamkozubých se liší ztrátou postfrontálií, kostí za orbitou spojující *os frontale* a *os jugale*. Lebku teropodního dinosaura si lze prohlédnout na obr. 4. Vomer (kost radličná) na lebce je protažen až k antorbitálnímu oknu (charakteristické pro archosaury), hrudník vpředu obsahuje sternální destičky, které však netvoří osifikované sternum, a na ventrální straně nalezneme gastralia (břišní žebra), která se však oproti klasickým žebřům nenapojují na obratle. Přední končetina má asymetrický manus (ruka)

s redukováným 4. a 5. prstem, ale se zachovaným vzorcem počtu článků prstů (2-3-4-3-2), přičemž drápy jsou jen na prvních třech digitech. Na břišní straně kyčelní kosti za acetabulem je umístěna fossa brevis ve tvaru U a páteř obsahuje minimálně tři srostlé křížové obratle. Vejce dinosaurů mají oproti jednodušším obratlovcům a obojživelníkům navíc zárodečný obal amnion (menší vazba na vodní prostředí), mluvíme tedy o amniotech. (Sabol, 2007; Roček, 2002).



**Obr. 4** Ilustrace tyranosaurida s vyznačenými a popsány okny (*fenestrae*) a jamkami (*fossae*) na lebce (podle Hartmana, 2012). Vysvětlivky: Nares - nozdry; Promaxillary fenestra - promaxilární okno; Antorbital f. - antorbitální o.; Orbit - očníce; Superior temporal f. - horní spánkové o. (ze strany není vidět); Inferior temporal f. - dolní spánkové o.; Surangular f. - surangulární o.; Mandibular f. - mandibulární o.

Dinosauria dělíme z anatomického hlediska na dva řády a tím je stavba pánve (viz kapitola 2. 1). Prvním jsou ptakopánví (Ornithischia), kam patří výlučně býložravé druhy, druhým jsou plazopánví (Saurischia), kde nalezneme živočichy býložravé, masožravé i všežravé. Z názvů vyplývá, že základním aspektem pro rozlišení těchto druhů je stavba pánve (viz obr. 5).



**Obr. 5** Nahoře nákres triradiální pánve plazopánvých dinosaurů se zástupcem druhu *Allosaurus fragilis*. Dole rod *Stegosaurus* s tetraradiální pánví typickou pro ptakopánvé dinosaury (převzato z Encyclopedia Britannica, Inc., 2014).

### 3.2.2 Saurischia

Pánev plazího typu má trojprahčitou (triradiální) stavbu tvořenou třemi prvky: Kostí sedací (*os ischii*), kostí kyčelní (*os ilium*) a kostí stydkou (*os pubis*). Plazopánví vykazují několik dalších znaků, mezi něž patří například protažené zadní krční obratle, které umožnily prodloužení krku oproti ptakopánvým. Postzygapofýzy se napojují bočně na prezygapofýzy (zygapofýzy jsou výrůstky na těle obratle). Dále mají značně redukovaný spoj mezi premaxilou a nosní kostí (může úplně chybět), přední část ruky disponuje nejdelším 2. prstem a velmi redukovaným 4. a 5. prstem. Metakarpus prvního prstu má nanejvýš polovinu délky metakarpu prstu druhého a obsahuje kloub schopný částečné, i když stále velmi omezené, opozice oproti ostatním prstům. Digits mají klouby kladkové a jsou stejně jako u zadních končetin pohyblivé jen v jedné rovině. Mezi plazopánvé dinosaury patří podřady Sauropodomorpha, resp. infrařád Sauropoda, býložravé druhy, kam patří největší suchozemské organismy v historii naší planety, a Theropoda, druhy masožravé nebo sekundárně všežravé či býložravé (Sabol, 2007).

### 3.2.3 Ornithischia

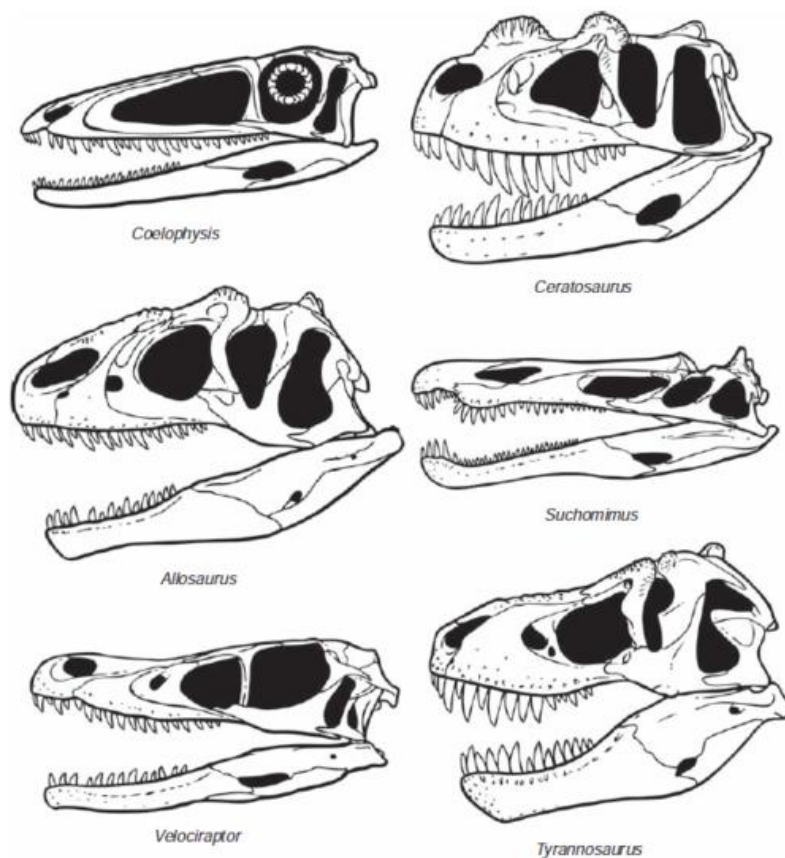
U ptakopánvých dinosaurů došlo k transformaci triradiální pánve v pánev se čtyřmi elementy (tetraradiální). Kost stydká se posunula dozadu a vpředu vytvořila výběžek zvaný parapubis. Tento jev, který dal řádu označení, však nemá z fylogenetického hlediska s ptáky nic společného, jelikož se ptáci vyvinuli z malých teropodních forem. Jde o konvergentní evoluci, vznik podobných anatomických a morfologických znaků nepříbuzných organismů pod tlakem vnějších faktorů (např. křídla u hmyzu, ptáků a savců), kdy bylo nutné uvolnit místo v břišní dutině pro zvětšení objemu střev (Roček, 2002). Ptakopánví mají kratší přední končetiny, což poukazuje na občasný bipední pohyb, a alespoň pět srostlých křížových obratlů. Další typické znaky se nacházejí na čelistech, kam patří praedentale bez zubů, které mohlo mít rohovinový pokryv a tvořit zobák. Zuby jsou listotvaré s pilovitým ostrím umožňující krájet rostlinnou stravu. Horní dentice zapadá do spodní a vytváří tak velmi účinné nůžky. Ptakopánví dokázali mnohem efektivněji rozmělnovat potravu než sauropodi, kteří rostliny pouze trhali a k trávení docházelo až v žaludku pomocí gastrolitů, žaludečních kamenů napomáhajících drcení stravy. Antorbitální okno je oproti plazopánvým menší a vždy je menší než ocnice. Nad ocnicí je zvláštní nepárová kost palpebrale, párovou mají jen Iguanodontidae a Pachycephalosauridae, jejíž význam zůstává nejasný (Sabol, 2007).

### 3.2.4 Theropoda

Charakteristické znaky řádu Theropoda lze nalézt na celé kostře, nejen na lebce a zadních končetinách. Zástupci mají rozšířenou kost slzní, vpředu spojenou pravou a levou kost radličnou, vyvinuté intramandibulární spojení a vnější části kosti patrové jsou více rozšířeny (ektopterygoid). Tyto anatomické adaptace byly důležité, jelikož zpevňovaly lebku, která čelila značným silám během zápasu s kořistí či požírání potravy (Farlow a Holtz, 2002). Nad obratlovými postzygapofýzami jsou vyvinuty další výběžky (epipofýzy), zygapofýzy jsou k sobě připojeny a umožňují lepší stabilitu páteře, prezygapofýzy ocasních obratlů jsou prodloužené a na páteři nalezneme minimálně pět srostlých křížových obratlů. Lopatka má ostrou hranu, kost pažní dosahuje délkou maximálně polovinu délky kosti stehenní, manus je prodloužený včetně prstových článků, které jsou zakončeny ostrými drápy, preacetabulární oblast

kosti kyčelní je zvětšená a distální konec kosti stydké je též rozšířený se zřetelným hřebenem u hlavice femuru k napojení svalu. Fossa brevis je velmi dobře rozeznatelná, kost stehenní je konvexně prohnutá a úzká fibula je napojena na hřeben tibie. Všechny dlouhé kosti končetin jsou duté. Zuby jsou u většiny opatřeny pilovitým ostřím a mezi sebou mají interdentalní destičky přiléhající k základu zubu. Oproti sauropodům a ptakopánvým nalézáme na spodní čelisti další okno typické pouze pro tento podřád, tzv. mandibular fenestra (Sabol, 2007).

S postupující evolucí prochází anatomie teropodů různými změnami, mezi které náleží hlavně tendence k pneumatizaci lebky a zvětšování mozkovny, redukce epipofýz krčních obratlů s následkem esovitého prohnutí krku, které známe u ptáků, prodlužování prstů na ruce a jejich postupná redukce (od 4 až po 1), prodlužování kostí zadních končetin, hlavně kosti holenní a metatarzálů pro rychlejší běh. Očnice se posouvají ze strany lebky dopředu a umožňují lepší prostorové vidění (Sabol, 2007). Lebky dobře známých zástupců kladu Theropoda jsou na obr. 6.

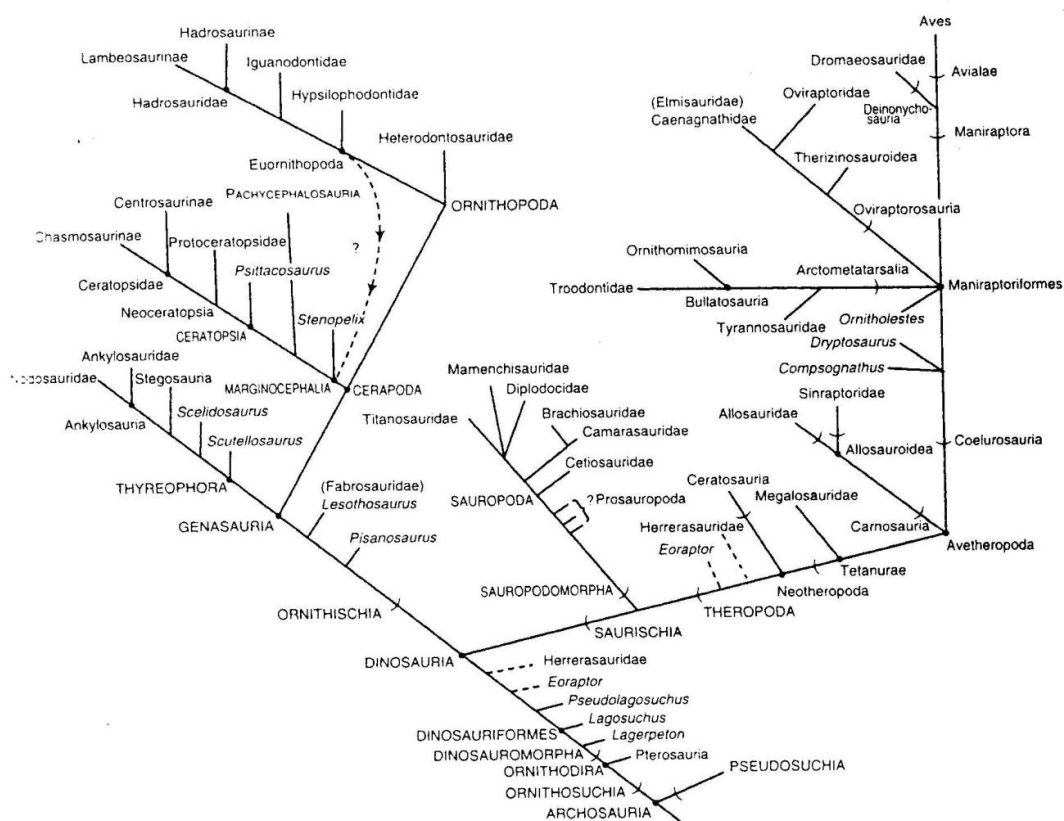


**Obr. 6** Lebky 6 druhů dobře známých dravých dinosaurů (převzato z Carnivaforum, 2012).

## 4 Taxonomie a fylogeneze

### 4.1 Systematika dinosaurů

Taxonomie je velice rozsáhlý vědní obor a klasifikace dinosaurů a jejich diverzifikace během mezozoika není cílem této práce s výjimkou evoluce ptáků (viz níže). Vzhledem k několikrát zmiňované problematice rozdílného náhledu na fylogenezi a řazení taxonů v paleontologické obci jsem se rozhodl postupovat v souladu s Curriem a Padianem, kteří se dlouhodobě věnují otázce teropodních druhů. Jimi vytvořený fylogenetický strom je na obr. 7. V dalším textu vycházím z dat poskytnutých doktorem Curriem (osobní sdělení 2015).

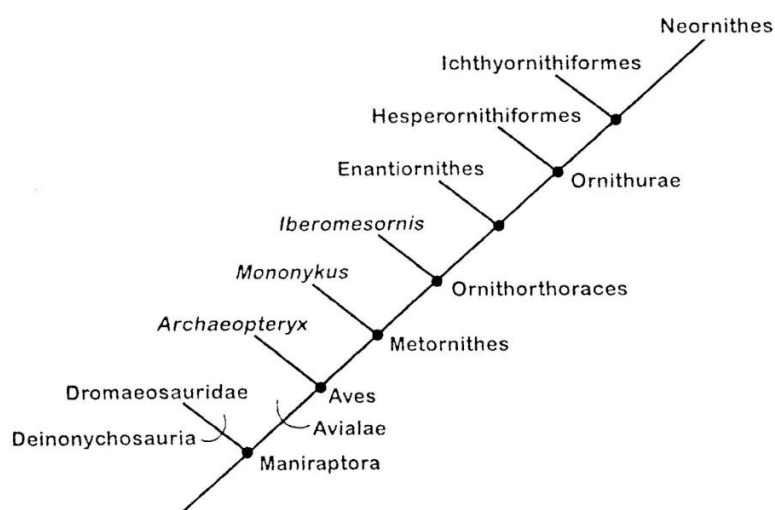


**Obr. 7** Fylogenetický strom kladu Dinosauria (převzato ze Sabola, 2007; podle Padiana v Currie&Padian, 1997).

## 4.2 Evoluce teropodů

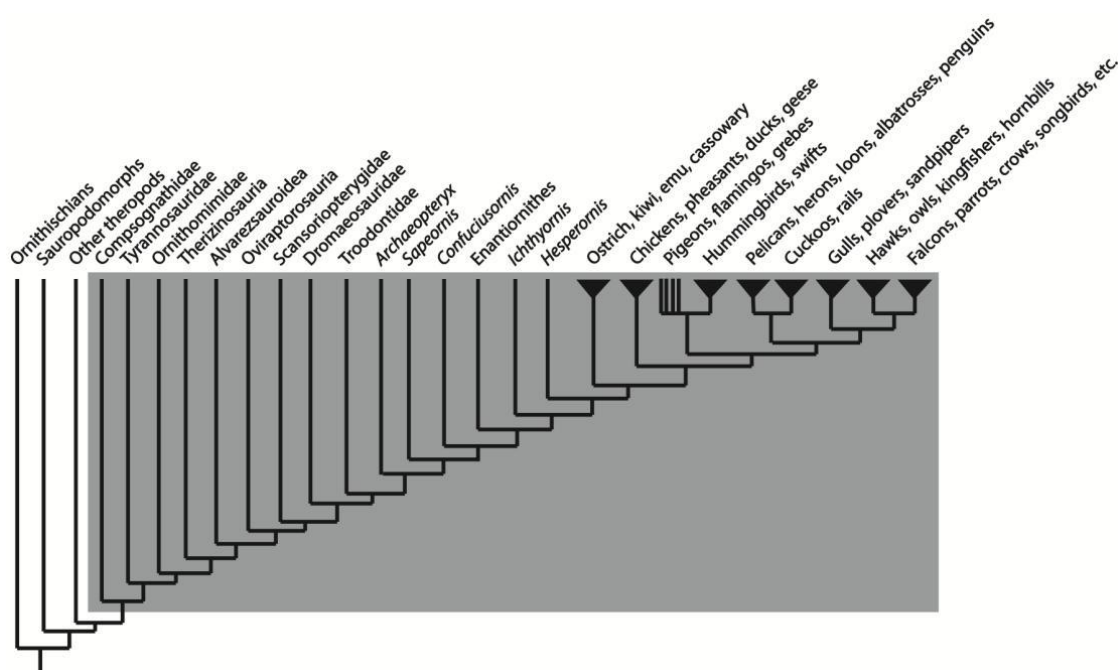
Moderní přístup ke kladu Dinosauria je založen na faktu, že teropodní druhy se vyvinuly v široce diverzifikovanou skupinu zvířat, kterým dnes říkáme ptáci. Avšak jako u původu dinosaurů, kdy nevíme, který živočich je dinosaufomorfem nebo už dinosaurem, tak stejně u ptáků přesně nevíme, který taxon je tím prvním, u kterého můžeme nakreslit dělicí linii ve fylogramu.

Když roku 1850 Huxley vyslovil myšlenku, že tehdy čerstvě nalezená fosilie bavorského praptáka druhu *Archeopteryx lithographica* dokazuje chybějící spojení mezi teropodními dinosaurými a ptáky, jeho názor byl téměř univerzálně přijatý vědeckou obcí (Currie, osobní sdělení 2015). Na počátku 20. století se však od této hypotézy upustilo, jelikož žádný nalezený teropod neměl klíční kost (*clavicula*), která u ptáků srůstá v kost vidličnou (*furcula*) umožňující předním končetinám létavý pohyb. V 70. letech 20. století byly objeveny fosilie teropodů disponující klíčními kostmi a počet společných znaků teropodních dinosaurů a ptáků začal narůstat (Currie, osobní sdělení 2015). Gauthier, který redefinoval řád Archosauria (viz kapitola 3. 1), udělal totéž s taxonem Aves (1986), pro nějž vytvořil termín Avialae. Jedná se o všechny taxony fylogeneticky stojící blíže k dnešním ptákům, než k archeopteryxovi, který je jejich předkem (Sabol, 2007). Starší fylogram skupiny Avialae podle Padiana a Currieho si lze prohlédnout na obr. 8.



**Obr. 8** Fylogeneze skupiny Avialae (převzato ze Sabola, 2007; podle Padiana v Currie&Padian, 1997).

Současná kladistika se však potýká se zásadním problémem, jaký charakteristický znak použít při třídění taxonů a fylogenetické analýze. Pokud klad diagnostikujeme na základě skeletu, ukazuje se, že archeopteryx má více společných znaků s čeledí Dromaeosauridae než s moderními ptáky. Pokud klad diagnostikujeme na základě opeření, zahrneme mezi ptáky všechny potomky z čeledi Compsognathidae, to by znamenalo, že ptáky jsou například i obří druhy *Tyrannosaurus rex* a *Gorgosaurus libratus*. Pro názornost můžeme porovnat novější fylogram, kde je definovaným znakem přítomnost peří (viz obr. 9). A zásadních diagnostických znaků pro tvorbu fylogramu najdeme hned několik. Pro proces tvorby fylogenetických stromů se využívá složitý software na výkonných počítačích, kam se zadají charakteristické znaky skupiny živočichů, program porovná jednotlivé položky, vyřadí například konvergentní znaky a výsledkem je kladogram nebo fylogram (Currie, osobní sdělení 2015).



**Obr. 9** Fylogeneze skupiny Avialae za předpokladu, že diagnostickým znakem je přítomnost opeření (převzato z Currieho, osobní sdělení 2015; podle Hacketta *et al.*, 2008).

Výčet charakteristických znaků, které teropodní dinosauři a moderní ptáci společně sdílí, dnes čítá přes 100 položek. Patří mezi ně již zmíněná klíční kost a její přeměna ve vidličnou kost, duté dlouhé kosti končetin a další anatomické synapomorfie (sdílené znaky). Přítomnost pernatého pokryvu těla (více viz kapitola 5. 2), který má

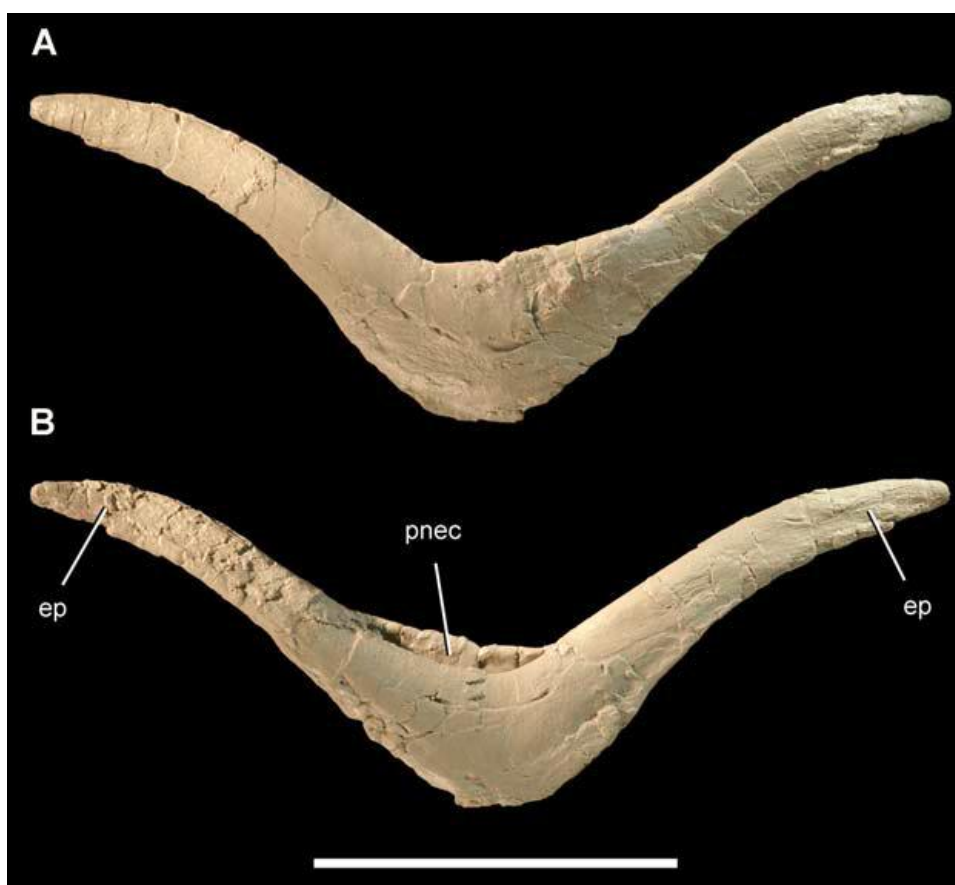


dvě funkce: U ptáků se vyvinul ve strukturu, díky které mohou létat, a má též insulační schopnost. Jako ochrana proti ztrátě tělesného tepla je tudíž důkazem, že dinosauři dokázali regulovat tělesnou teplotu (více viz kapitola 5.3). Dalším důkazem je přítomnost gastrolitů u herbivorních skupin dinosaurů, např. Sauropoda a teropodní čeleď Therizinosauridae. Tyto kameny jsou běžné u krokodýlů, aligátorů a ptáků, všech nejbližších příbuzných dinosaurů. Histologické analýzy kostí též prokázaly příbuznost ptáků a dinosaurů (více viz kapitola 5.1.2).

Nedávná studie britských vědců předkládá hypotézu evoluce ocasu teropodních dinosaurů v aerodynamický povrch nezbytný pro moderní létavé ptáky (Pittman *et al.*, 2013). Za použití morfologické a funkční analýzy zkoumali ztuhlost obratlových spojení a další faktory v ocasních částech páteře teropodních dinosaurů a moderních ptáků. Z výsledků vyplývá, že celá linie podřádu Theropoda podléhá trendu zkracování ocasu a snižování ztuhlosti meziobratlových spojení. U bazálních teropodů lze pozorovat spíše dlouhé ocasey podobné krokodýlím s omezenou pohyblivostí, jejichž primární funkcí je pasivní udržování rovnováhy. U fylogeneticky starších druhů je běžný delší *m. caudofemoralis longus*, který umožňoval vyvinout značnou rychlost, a delší chevrony, obratlové výrůstky, které podporovaly ocasní svalstvo a chránily ocasní cévy. U mladších druhů dochází k redukcii pevných spojů mezi obratli, což činí z ocasu dynamičtější a méně pasivní nástroj k udržení rovnováhy a později k letu u ptáků (Pittman *et al.*, 2013).

Další synapomorfii je výkonná ptačí dýchací soustava, která byla vlastní zřejmě většině dinosaurů. Ptáci disponují neroztažitelnými plícemi, přes které proudí vzduch, a vzdušnými vaky, které fungují jako zásobárna vzduchu pro plíce. Vzdušné vaky dodávají vzduch průběžně, takže plíce mají v podstatě neomezený přísun kyslíku (Roček, 2002). Toto uspořádání umožňuje ptákům udržet si vysoký stupeň aktivity naprosto nezbytný pro aktivní let. Ptačí respirační systém byl podle několika posledních výzkumů (O'Connor a Claessens, 2005; Sereno *et al.*, 2008) široce rozšířený mezi teropodními dinosaury a objevují se důkazy, že vzdušné vaky byly přítomné také u sauropodních druhů jako nedávno nalezený druh *Tataouinea hannibalis* (Fanti *et al.*, 2013) v Tunisku. O'Connor s Claessensem (2005) vedli studii zaměřenou na porovnávání respirace současných ptáků a tehdy nově objeveného druhu

*Majungatholus atopus*, který se později ukázal, že je synonymem druhu *Majungasaurus crenatissimus*. Účelem bylo prokázat, že i méně ptákům příbuzný druh teropodního dinosaura z prastaré čeledi Abelisauridae disponoval stejným mechanismem ventilace jako moderní ptáci a že ptačí systém dýchání není omezený pouze na klad Aves, ale je obecně platným znakem pro celý podřád Theropoda. Výsledky studie dokazují přítomnost vzdušných vaků na postkraniální kostře, např. pneumatizované obratle a žebra (O'Connor a Claessens, 2005). Studie Serena *et al.* (2008) též dokazuje vývoj a přítomnost vzdušných vaků u teropodních dinosaurů. Zkoumaným vzorkem byl nově objevený druh *Aerosteon riocoloradensis* z argentinských sedimentů přibližného stáří 84 Ma (svrchní křída, stupeň santon), který vykazuje vysoký stupeň pneumatizace skeletu. Z fosilie jsou zřejmé dutiny v obratlích, kosti vidličné (viz obr. 10), gastraliích a kosti kyčelní, přítomné jsou tedy krční (*cervical*), meziklíčkový (*clavicular*), přední hrudní (*anterior thoracic*) a břišní (*abdominal*) vaky (Sereno *et al.*, 2008).



**Obr. 10** Vidličná kost teropodního druhu *Aerosteon riocoloradensis* s vyznačenou vzduchovou dutinou (*pne*). Měřítko odpovídá 10 cm. Pohled zepředu (A) a zezadu (B) (převzato ze Serena *et al.*, 2008).

Ačkoliv ptáci a teropodní dinosauři mají mnoho společných znaků, stále se najdou vědci (Feduccia, Tarsitano, Hecht, atd.), kteří nepřipouští myšlenku ptáků vyvinutých z dinosaurů a argumentují rozdílným způsobem vývoje určitých struktur během embryonální fáze (typicky geneze distální části křídla) a nesrovnalostmi ve fosilních záznamech (Roček, 2002). Připisují ptákům vývoj z archosauřích předků, což by znamenalo, že ptáci jsou bratřanci dinosaurů a ne jejich potomci. Všechny synapomorfie ptáků a teropodních dinosaurů považují za konvergentní vývojové charakteristiky. Vzhledem k absenci fosilního materiálu není výjimkou, že i mezi skupinami teropodních dinosaurů se složitě hledá příbuzenský vztah, odhalit přímý vývoj z fosilního záznamu od dinosaurů k ptákům je úkol mnohem složitější. Kvůli nedostatku fosilizovaných exemplářů nelze zavrhnout teorii evoluce teropodních dinosaurů v ptáky a ignorovat přímé důkazy, které tyto dvě skupiny pojí dohromady (Currie, osobní sdělení 2015).

## 5 Současná biologie teropodů

### 5.1 Ontogeneze a růst

Narození a vývoj dinosaurů patří mezi relativně málo prozkoumané oblasti výzkumu. Přesto se v posledních letech podařilo na tomto poli dosáhnout několika zásadních průlomů, které nám mohou přiblížit život těchto zvířat. Bohužel stále není jasné, jak se dinosauři rozmnožovali. Kvůli nedostatku fosilního materiálu, především měkkých tkání, nebudeme na tuto otázku možná nikdy znát odpověď.

#### 5.1.1 Velikost a množství vajec

Jak již bylo zmíněno výše (viz kapitola 3. 2. 1), dinosauři patří mezi amniota. Pevnější skořápka amniotického vejce je schopna zadržovat vodu nutnou k vývoji plodu a navíc tvoří efektivní ochrannou vrstvu proti externímu poškození. Přestože dinosauři dorůstali značných rozměrů, největší nalezené vejce měří cca 0,5 m a většina vajec byla mnohem menší. Cube square law nám říká, že jakýkoliv zvětšující se objekt zvětšuje svůj povrch s druhou mocninou a svůj objem s třetí mocninou. Výsledkem rovnice je, že se objem jakéhokoliv objektu zvyšuje nelineárně oproti jeho povrchu. Tento fyzikální zákon postuloval poprvé Galileo Galilei roku 1638, využívá se v biomechanice a inženýrství a vysvětluje mimo jiné, proč dinosauří vejce nemohlo nabývat větších rozměrů. Skořápka vejce je propustná pro molekuly kyslíku a oxidu uhličitého, čili mezi vnitřním a vnějším prostředím může probíhat výměna dýchacích plynů. Příliš velký plod uvnitř vejce by spotřebovával větší množství kyslíku a produkoval větší množství  $\text{CO}_2$ , které by malý povrch skořápky nedokázal efektivně propouštět dovnitř a ven, to by nakonec vedlo k udušení plodu (Currie, osobní sdělení 2015).

Werner a Griebelerová (2013) publikovali studii o reprodukci různých taxonů dinosaurů (4 teropodi, 2 hadrosauři, 2 sauropodi a 1 prosauropod), které porovnávali s taxony jejich dnešních nejbližších příbuzných (217 druhů ptáků, 22 krokodýlů a 20 želv). Stanovili alometrie mezi tělesnou hmotností a rozdílnými reprodukčními vlastnostmi (hmotnost vejce, hmotnost hnízda a průměrná hmotnost hnízda při opakovaném hnízdění) současných kladů a aplikovali je na vybrané dinosauří skupiny.

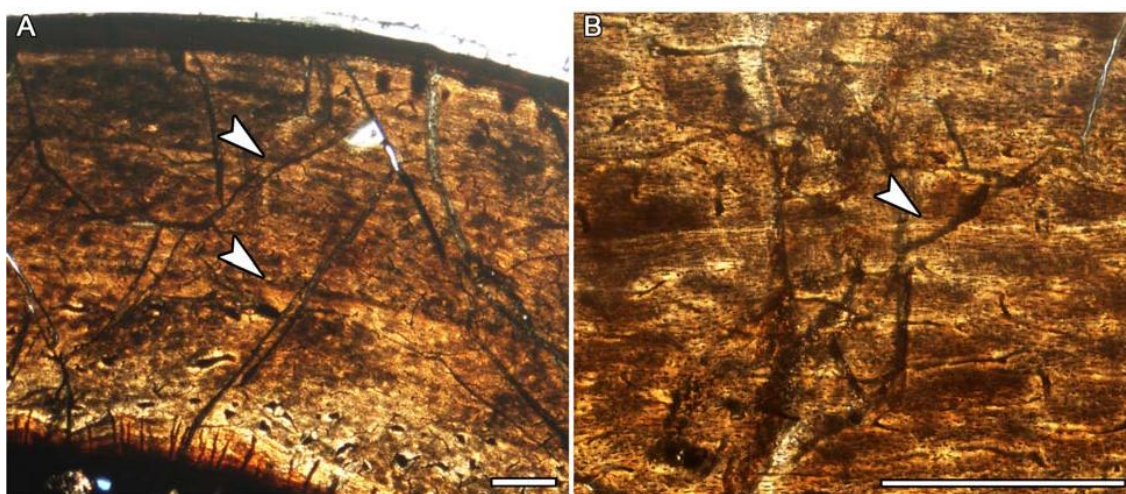
Výsledky matematické analýzy z větší části korelují s nálezy fosilizovaných vajec a hnízd, což autorům umožnilo revidovat výsledky starších hypotéz. Dříve odhadované počty nakladených vajec se výrazně ponížily z cca 850 na 200-400 za rok<sup>1</sup> za předpokladu vícenásobného hnízdění během roku, což je u zástupců kladů Sauropoda a Hadrosauridae vysoce pravděpodobné. Závěry studie též potvrzují podobnost reprodukčních vlastností mezi současnými a vyhynulými skupinami: Sauropodi odpovídají spíše plazům, hadrosauři plazům i ptákům a teropodi ptákům (Werner a Griebeler, 2013).

### 5.1.2 Rychlost růstu a pohlaví

Vzhledem k relativně malé velikosti dinosaurůvajec je zřejmé, že růst samotných dinosaurů musel probíhat značnou rychlostí. Rychlý růst je evoluční výhoda, která kořisti zajistí delší přežití a dravcům možnost efektivněji lovit. Padian *et al.* (2001) předpokládají, že větší druhy rostly rychleji oproti druhům s malou hmotností. Zjistit přibližné stáří a rychlost růstu dinosaura z fosilie je možné analyzováním histologie kostní hmoty. Základní stavební jednotkou kosti je buňka zvaná osteon tvořená soustřednými lamelami a Haversovým kanálem uprostřed. Při ontogenezi se osteony přidávají na vnější stranu starších osteonů a kost se zvětšuje. Nedostatek minerálních látek v období vývoje (např. absence stravy, zimní období) způsobí zpomalení růstu kostí a v kostní tkáni se tvoří koncentrické prstence podobné letokruhům u stromů zvané LAG's (lines of arrested growth), viz obr. 11. Analýzou těchto linií lze celkem přesně odhadnout stáří, velikost a rychlost růstu živočicha (Currie, osobní sdělení 2015). Kostí mladých jedinců obsahují více krevních cév a růstové linie se tvoří později, takovou kost označujeme jako lamelární. U starších jedinců dochází již k přestavbě kosti, kdy nové osteony s méně lamelami nahrazují starší s více lamelami, což označujeme jako kost sekundární. Poslední fází je vytvoření většího množství LAG's blízko sebe, které nazýváme EFS (external fundamental system) a značí konec růstu kosti. Přítomnost EFS indikuje, že dinosaur dosáhl dospělosti (Currie, osobní sdělení 2015).

---

<sup>1</sup> Údaj je platný pro sauropodní druhy



**Obr. 11** Mikrostruktura femuru zástupce z čeledi Hypsilophodontidae na prahu dospělosti. Na levém obrázku šipky značí růstové linie (LAG's) a tmavý konec na vrchní straně koncentraci růstových linií (EFS). Vpravo detail (převzato z Woodwardové *et al.*, 2011).

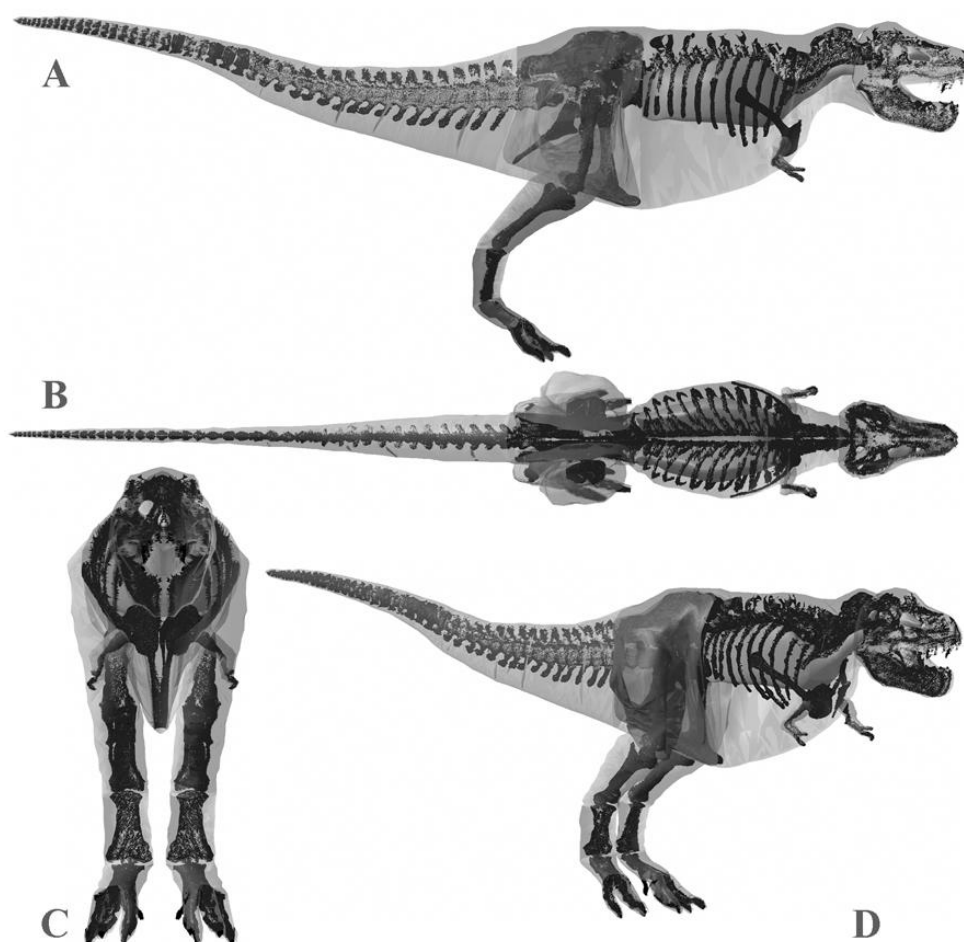
Sexuální dimorfismus se u dinosaurů zjišťuje velmi těžko, jelikož většina důkazů je nepřímá, ale ve vzácných případech lze z histologie kostí určit pohlaví. Morfologické rozdíly (např. širší štít u ceratopsidů) mohou charakterizovat samce či samici, ale může se jednat o staršího jedince nebo jiný druh. Stejně tak přítomnost fosilie dospělého v dinosauřím hnízdě je neprůkazná pro určení pohlaví. Může jít o dravce, který se krmil na nevyklíhnutých vejcích nebo o rodiče, ale sezení na vejcích mohli obstarávat samec i samice (Currie, osobní sdělení 2015). Prvně dokázala určit pohlaví Schweitzerová se svým týmem (2005), když našla ve vzorku femuru tyranosaura speciální struktury, které jsou přítomny též u ptáků. Tvorba skořápky vejce vyžaduje, aby samice měla dostatečnou zásobu vápníku, proto si během březosti samičky ptáků ukládají tento minerál ve specifických kostních strukturách, tzv. medulárních kostech. Porovnáním s kostmi slepice, emu a pštrosa došli Schweitzerová *et al.* (2005) k závěru, že medulární kosti disponoval i analyzovaný exemplář, čili se jednalo o březí samici. Tento přístup byl pak použit u dalších vzorků, z nichž některé patřily samicím. Přesto při posuzování pohlaví má postup své limity, jelikož se medulární kost zakládá pouze u těhotných samic, tím pádem její nepřítomnost indikuje, že fosilie patří samci nebo může patřit samici, která se nepřipravovala klást vejce. Samce tedy stále nedokážeme rozpoznat (Currie, osobní sdělení 2015).

### 5.1.3 Morfologie, hmotnost a věk juvenilních a dospělých jedinců

Ontogenetické změny pozorovatelné u dospělců a čerstvě vylihnutých nebo mladých jedinců jsou problematickou oblastí výzkumu, jelikož se velmi často stává, že nově nalezený exemplář známého taxonu je popsán jako nový druh. Naposledy se tak stalo v případě druhu *Raptorex kriegsteini* (Serenio *et al.*, 2009), který se ukázal být mládětem tyranosaurida *Tarbosaurus bataar* známého z asijských sedimentů svrchně křídového stáří (66 Ma, stupeň maastricht), jak potvrdila studie Fowlera *et al.* (2011). Nejspolehlivější jsou sedimentární depozity obsahující velké množství jedinců stejného druhu najednou (tzv. bonebeds), ve kterých lze částečně očekávat věkovou rozmanitost. Z těchto nalezišť víme, že juvenilní jedinci se od dospělců často lišili, například absencí anatomických struktur (rohů či hřebínky na lebkách, apod.) a různou proporcionalitou částí těla v určitých věkových stádiích jako relativně větší lebky a oči v mládí či delší kosti zadních končetin u juvenilních dravců (Currie, osobní sdělení 2015).

Studium velikosti a hmotnosti dinosaurů je velmi oblíbená disciplína. Když si představíme dinosaura, okamžitě se nám vybaví největší suchozemští tvorové, kteří kdy chodili po Zemi, proto se každý popularizátor paleontologie (Currie, Holtz, Horner či Bakker) snaží laickou veřejnost ohromit závratnými čísly. Nejtěžší dinosaur, nejdelší dinosaur a největší masožravec jsou často používané termíny, ale skutečností je, že odhady tělesné hmotnosti se mění každou chvílí. Vypočítat hmotnost kostry z kompletního exempláře je poměrně přesné (musí se zohlednit nahrazení kostní hmoty sedimentem), ale vypočítat celkovou hmotnost se svalstvem, vnitřními orgány a vzduchovými vaky je extrémně složité, protože do rovnice přibývá ohromné množství proměnných (Currie, osobní sdělení 2015). Naštěstí v dnešní době pomáhá výkonná technologie (superpočítače, magnetická rezonance, laserové skenování, apod.), která umožňuje paleontologům realističtější výpočty. Velký kus práce v této oblasti nedávno odvedli britští akademici (Bates *et al.*, 2009), kteří vytvořili počítačové modely 5 dinosaurů. Zkoumali skoro kompletní exempláře herbivorního druhu *Edmontosaurus annectens*, 2 tyranosauře a 2 exempláře druhu *Acrocanthosaurus atokensis*. Použitím technologie LiDAR (laserové zobrazování) získali věrné 3D obrazy všech dostupných kostí vybraných vzorků, které poté podrobili procesu počítačového 3D modelování (obalení kostry svalstvem a přidání vnitřních orgánů). Výsledkem je 5 modelů, které

dávají kvalitní přehled o hmotnosti těchto druhů a také o distribuci hmoty v těle (těžiště, rozložení hmoty v organismu) s nejlepším možným odhadem<sup>2</sup>. 3D model tyranosaura je na obr. 12. Pro edmontosaura, který ještě nedorostl do plné velikosti, byla hmotnost odhadnuta na 813 kg, oba tyranosauři byli dospělci, z nichž jeden byl výrazně větší s hmotností 7655 kg a druhý 6905 kg, akrokantosauři byli též dospělci s hmotností 5570 kg a 5072 kg (Bates *et al.*, 2009). Distribuci hmoty v tělech dinosaurů zkoumá i studie O'Gorman a Honea (2012), kteří rozšířili oblast výzkumu na mnohem větší skupinu a jejich výsledky potvrzují předchozí zjištění Batese *et al.* (2009).



**Obr. 12** Počítačový 3D model tyranosaura vytvořený metodou laserového zobrazování LiDAR. Pohled laterálně zprava (A), dorzálně (B), kraniálně (C) a kraniolaterálně zprava (D) (převzato z Batese *et al.*, 2009).

<sup>2</sup> Hmotnost se nejvíce liší pro rozdílně uvažované hodnoty objemu svalstva a vzdušných vaků.



Horner a Padian (2004) podrobili histologickou analýzou 7 jedinců druhu *Tyrannosaurus rex*, přičemž studovali dynamiku růstu a věk tohoto nejznámějšího a v Severní Americe nejčtenějšího dravce z období svrchní křídy (cca 68 Ma, stupeň maastricht). Získaná data ukazují, že tyranosauří růst byl ovlivněn dostupností potravy a dalšími vnějšími faktory a ukončení růstu nastalo asi ve 20 letech. Dožívat se mohli věku až 30 let, přičemž dospělosti dosáhli přibližně ve věku 16 let  $\pm 3$  roky (Horner a Padian, 2004). Zpomalení růstu během ontogeneze kvůli nedostatku potravy bylo s největší pravděpodobností běžné u všech dravých dinosaurů, jak dokazuje studie Condrona *et al.* (2013) porovnávající karnivorní savce a dinosaury.

## 5.2 Integumentární struktury

Integument je souhrn rysů, které pokrývají tělo organismu, s funkcí ochrannou stejně jako komunikační. U dinosaurů, kteří jsou zástupci plazů, se předpokládala pouze přítomnost kůže. Přestože jsou to kosti, které mají největší pravděpodobnost úspěšné fosilizace, ve vzácných případech paleontologové nacházejí části měkkých tkání či jejich otisků. Četné nálezy otisků kůže proto vědcům potvrdily, že dinosauří tělo pokrývala kůže, někdy se zachovala i struktura, což podpořilo ideu dinosaurů - plazů (Naish, 2010).

### 5.2.1 Pernatý pokryv

Překvapení a ohromnou senzaci způsobili čínští paleontologové, kteří objevili a popsali prvního opeřeného dinosaura druhu *Sinosauropteryx prima*. Pernatý pokryv byl nalezen u fosilií bazálních ptáků a jejich potomků (např. *Archaeopteryx*), ale nikdy u dinosaura. Musíme být ovšem opatrní s termínem „opeřený“, jelikož zmiňovaný drobný kompsognatid s délkou přibližně 1 metru disponoval velmi primitivním typem opeření. Tato jednoduchá vlákna bez praporu, ostnu nebo brku označujeme jako protopeří. Protopeří tvořilo drobné chomáče nebo krátkou srst s největší pravděpodobností k účelům izolace, ale mohlo jít též o komunikační struktury (Currie, osobní sdělení 2015). Objev sinosauropteryxe (viz obr. 13) se stal hlavní kartou v rukou paleontologů obhajujících evoluci dinosaurů v ptáky, jelikož peří je dalším charakteristickým

znakem, který spolu tyto skupiny sdílejí (viz kapitola 4. 2). Odpůrci však namítali, že se jedná o příliš jednoduché struktury, jde pouze o izolovaný nález a takový závěr není průkazný (Currie, osobní sdělení 2015).



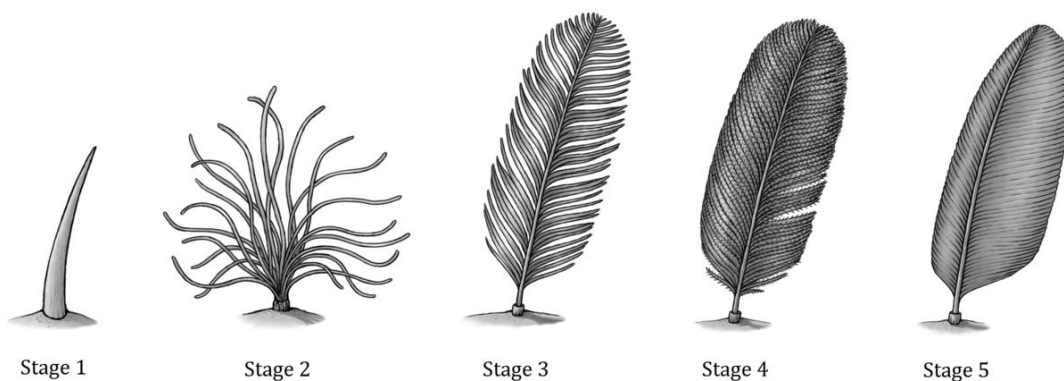
**Obr. 13** Holotyp opeřeného druhu *Sinosauropteryx prima* v mongolském muzeu. Peří je dobře viditelné na hřbetní straně od lebky až k ocasní části (převzato z en.wikipedia.org, 2007).

Záhy se zjistilo, že *Sinosauropteryx* nebyl ojedinělý zástupce na poli opeřených teropodů. Zlatým dolem se staly vykopávky v Číně, ale množství fosilií s nějakou formou pernatého integumentu bylo objeveno po celém světě. Například severoamerický *Bambiraptor feinbergorum*, německý *Sciurumimus albersdorferi* či v kanadské Montaně většina nalezených zástupců čeledi Troodontidae. Některé druhy vykazovaly složitější struktury připomínající pravé pero jako cévy, háčky, vyvinutý brk, apod. (Currie, osobní sdělení 2015). Později se našly integumentární struktury u ptakopánvých druhů, např. jednoduché a dlouhé ocasní štětiny u asijského rodu *Psittacosaurus* a u ruského druhu *Kulindadromeus zabaikalicus* dokonce větvená vlákna.

Naprostá většina opeřených dinosaurů byla spíše malého vzrůstu jako druh *Microraptor gui*, jehož přední a zadní končetiny byly vybaveny vyvinutými pernatými páry křídel, které mu pravděpodobně umožňovaly klouzavý let (Hone, 2010), ale čínská naleziště vydala roku 2012 jeden z nejúžasnějších pokladů. Xu a jeho tým vykopali v provincii Liaoning ve formaci Yixian velmi kompletní exempláře tří teropodů, dospělce a dva mladé, které v popisu zařadili mezi tyranosauridy a druh nazvali

*Yutyrannus huali* (Xu *et al.*, 2012), což znamená krásný opeřený tyran. Objev je významný ze dvou důvodů: Fosilie vykazovala rozsáhlý pernatý integument a byla větší, než jakýkoliv jiný doposud opeřený dinosaur. Xu *et al.* (2012) odhadují délku yutyryna na 9 metrů a hmotnost skoro 1,5 tuny. Navíc se jedná o prvního tyranosaurida, který měl jistě opeření. Žil přibližně před 124 Ma (spodní křída, stupeň apt), takže patří k bazálním tyranosauridům, manus (ruka) má ještě tři prsty, obratle jsou málo pneumatizované a mandibulární okno je malé. Paleoklimatické rozborů ukázaly, že dravec žil v oblasti s nižšími průměrnými teplotami, to by podporovalo hypotézu, že pokryv byl termoregulační adaptací. Autoři nálezu však dodávají, že záznam integumentu se zachoval jen na určitých částech fosilie a nelze vyloučit možnost, že šlo o adaptaci pro vnitrodruhovou komunikaci jako ukázkové struktury (tzv. display structures) nebo pro rozlišení pohlaví (Xu *et al.*, 2012; Currie, osobní sdělení 2015).

Dle doposud popsanych fosilií, z nichž většina patří do infrařádu Coelurosauria, se Currie (osobní sdělení 2015) domnívá, že opeření mohli být všichni zástupci této skupiny, dost možná i všechny teropodní druhy mohli disponovat určitým vývojovým stupněm pernatého pokryvu. Na základě dostupných dat z fosilií opeřených dinosaurů lze rekonstruovat možnou evoluci pera až k dnešním ptákům. Willoughby (2012) definuje 5 fází, tj. jednoduché vlákno, svazek (chochol) vláken, nevětvený osten, osten s praporem a plně vyvinuté pero uzpůsobené k letu (viz obr. 14).



**Obr. 14** Zjednodušený vývoj peří v 5 fázích vytvořený na základě fosilií opeřených dinosaurů a znalostech recentních ptáků - fáze 1 (jednoduché vlákno), fáze 2 (svazek vláken), fáze 3 (nevětvený osten), fáze 4 (osten s praporem) a fáze 5 (plně vyvinuté pero k letu) (podle Willoughby, 2012).

### 5.2.2 Barva

Fosilní nálezy posledních 20 let dokazují, že opeřený dinosaur již není nic neobvyklého, ale barva integumentu byl stále faktor, ve kterém měli umělci kreslíři při rekonstrukci dinosaurů volnost a mohli popustit uzdu své fantazii. Roku 2010 společný výzkum čínských a britských akademiků poprvé v historii dokázal určit barvu peří těchto prehistorických tvorů (Currie, osobní sdělení 2015). Při podrobné analýze vzorků fosilizovaného opeření si všimli drobných struktur, které jsou známy z opeření moderních ptáků, pokožky zvířat, vlasů, oční sítnice a též inkoustu hlavonožců. Tyto vnitrobuněčné orgány podobné lysozomům nazývané melanosomy obsahují pigment melanin, který je zodpovědný za barvu. Vznikají dermálně a na jejich obsahu, velikosti, rozmístění a tvaru závisí barva i reflektance (odrazivost) povrchu. Melaniny tvoří dva typy: Eumelaniny tobolekovitého tvaru hnědé až černé barvy a feomelaniny kulatého tvaru barvy rezavé až žlutohnědé (Zhang *et al.*, 2010).

Zhang s kolegy (2010) odebrali fosilní vzorky teropodních druhů dinosaurů *Sinosauropteryx*, *Sinornithosaurus millenii* a praptáka rodu *Confuciusornis* ze skupiny Jehol na severozápadě Číny, podrobili je analýze detektorem SEM (Scanning electron microscope) a objevili objekty morfologicky shodné s melanosomy dnešních ptáků. Znečištění vzorků bakteriemi či poškození diagenézí (změnu minerálního složení a struktury sedimentu) vylučují. V ptačím peří jsou melanosomy řazeny v určitých polích, stejnou strukturu vykazovaly také vzorky, a v rámci pera mohou melanosomy tvořit náhlé přechody zbarvení, čili je vidět jasný přechod mezi kulatým a tobolekovitým tvarem orgánů, bakterie by se vyskytovala po celém peru. Nejedná se ani o diagenetické minerály, v případě sedimentů skupiny Jehol četné pyritové framboidy, které jsou svým tvarem melanosomům podobné, ale jejich velikost je téměř o řád větší. Vznik barvy v ptačím peru funguje na principu produkce melaninu ve specializovaných buňkách melanocytech, které jsou umístěny ve škáře, dále migrují do zárodku pera, kde se melanin balí do melanosomů a transportuje se na určené místo v peru. Dle pozorovaných výsledků paleontologové vyvozují, že vlákna integumentu teropodů jsou epidermálního původu jako u moderních ptáků, což je další důležitý důkaz pro teorii evoluce dinosaurů v ptáky: „*Our results demonstrate conclusively that*

*the integumentary filaments of non-avian theropod dinosaurs are epidermal structures,*“ říkají Zhang *et al.* (2010, str. 1077).

Zhang *et al.* (2010) se dále pokusili o rekonstrukci celkového zbarvení tří studovaných exemplářů. *Confuciusornis* byl zbarven v odstínech šedé, černé až červenohnědé a *Sinornithosaurus* byl žíhaný s pruhy černé, hnědé, šedé a nažloutlé barvy. *Sinosauropteryx* disponoval barvami černou, bílou a rezavou, přičemž na ocase byl žíhán bílými a rezavými pruhy (viz obr. 15).



**Obr. 15** Umělecká rekonstrukce zbarvení sinosauropteryxe vytvořená na základě výzkumu fosilizovaných melanosomů (podle PWNZ3R-Dragon, 2012).

### 5.3 Ektotermie vs. endotermie

Otázka „teplokrevnosti“ zajímá laickou veřejnost a trápí paleontology od prvních nálezů dinosaurů. Jestli byli teplokrevní nebo studenokrevní je však stále předmětem debat a mnoha studií a do dnešní doby nebylo na tomto poli dosaženo všeobecného konsensu.

Prvně je třeba si vyjasnit terminologii, jelikož studenokrevnost a teplokrevnost jsou nepřesně užívané termíny. Místo nich označujeme živočichy jako endotermní nebo ektotermní, resp. poikilotermní a homeotermní. Poikilotermní ektoterm nemá schopnost

vytvářet vlastním metabolismem tělesné teplo a je tak odkázán na teplotu prostředí, čili upravuje tělesnou teplotu svým chováním (typické vyhřívání na slunci, schoulení do klubíčka, apod.). Některé poikilotermní organizmy jsou schopny si částečně tvořit tělesné teplo i člověku známým mechanismem, kterým je svalový třes (mimovolní i ovládaný vůlí), a tyto živočichy označujeme jako poikilotermní endotermny (např. varani nebo žraloci). Opakem ektotermie je homeotermní endotermie, schopnost udržovat stabilní teplotu těla nezávisle na okolí procesem chemické termogeneze. To je však ideální stav, kterým žádný organismus v plné míře nedisponuje, jelikož endotermové si musí také v některých situacích vypomáhat jednoduššími mechanismy jako je svalový třes. Přesto schopnost tvořit teplo metabolickými procesy je nejučinnějším prostředkem k udržení tělesné teploty a endotermové mají evoluční výhodu (Roček, 2002).

Prvotní důkazy podporující endotermii u dinosaurů se objevily již v 80. letech minulého století, byly převážně nepřímé, založené na analogiích, anatomických, paleoklimatických a fylogenetických výzkumech. Nejjednodušší teorie vychází z anatomických znalostí skeletu končetin a říká, že dinosauri se svými kolmo a pod tělo umístěnými končetinami byli schopni rychlého běhu. Rychlý běh se rovná rychlý metabolismus. Navíc neexistuje a ani neexistoval živočich s tímto anatomickým vzorcem, který by byl striktní poikilotermní ektoterm (Currie, osobní sdělení 2015).

Hypotéza pracující s analogií současných zvířecích společenství předkládá závěr, že poměr zástupců dravých druhů vůči jejich kořisti je dle fosilních nálezů stejný jako dnes. Pro ektotermní biocenózu je poměr 20-60% karnivorů k 100% kořisti, zatímco pro endotermny 1-3% k 100% (Mareš, 1993; Roček, 2002; Currie, osobní sdělení 2015). K udržení tělesné teploty potřebují endotermové velké množství energie, kterou získávají ze stravy. Pokud by poměr v dinosaurím prostředí odpovídal ektotermnímu společenstvu, usuzuje se, že by dravci rychle zlikvidovali veškeré své potravní zdroje (Roček, 2002).

Fylogeneticky se dinosauri vyvinuli z ektotermních archosauřích předků v endotermní živočichy dnes zastoupenými ptáky, kteří jsou bezpochyby endotermní. Z této premisy lze vyvodit, že během evoluce se musel změnit mechanismus tvorby tělesného tepla. Ovšem s jistotou nakreslit dělicí linii není možné, jelikož některé druhy

vykazují charakteristiky ektotermů, některé endotermů a v mnoha případech tato skutečnost koliduje s prokázanými fylogenetickými a fosilními důkazy (Currie, osobní sdělení 2015). Různé skupiny dinosaurů si vytvořily určitou formu integumentu, který naznačuje jejich potřebu udržovat tělesné teplo (viz kapitola 5. 2). Dříve vědci též argumentovali, že skořápka vajec dinosaurů má pevnou strukturu odpovídající ptačím vejcům, nikoliv kožnatým plazím (Mareš, 1993).

Jedním z posledních nepřímých důkazů, ke kterému se dnes začíná vázat více a více studií přinášejících tvrdá data, jsou nálezy fosilií v dříve polárních oblastech (Aljaška, Austrálie, Antarktida) jako je např. teropodní druh *Cryolophosaurus ellioti*. Paleogeografické a paleoklimatické výzkumy odhadují v těchto oblastech mnohem příznivější klima oproti dnešku díky oceánským proudům, které přiváděly teplou vodu od rovníku a ohřívaly kontinenty v polárních oblastech, ale přesto zde byli podmínky, které by obligatorně ektotermním plazům nedovolovaly přežít. Dnes známe jediné plazy schopné snášet nižší teploty a tím jsou i u nás rozšířené druhy ještěrka živorodá, zmije a slepýš (Roček, 2002). Dle Sabola (2007) byly v oblastech severního pólu nalezeny četné fosilie dinosaurů, kdežto fosilie hadů, želv, krokodýlů a obojživelníků byly nalezeny stovky kilometrů jižněji, z čehož plyne, že polární dinosauři museli daleko lépe snášet chlad a mít vyvinutější termoregulaci.

Na základě fosilních nálezů z australského státu Victoria vzešla studie vedená paleontoložkou Woodwardovou (2011) diskutující dynamiku růstu dvou polárních druhů dinosaurů<sup>3</sup> analýzou jejich LAG's (viz kapitola 5. 1. 2) a porovnáváním s druhy obývajícími teplejší zeměpisné šířky. V období spodní křídy ležela Austrálie ještě částečně spojená s Antarktidou uvnitř arktického polárního kruhu, a přestože neexistuje jasná shoda ohledně panujících klimatických podmínek, lze přepokládat minimálně střídání doby delšího slunečního svitu a tmy a rozmezí teplot mezi -10°C a +15°C. Autoři studie postulují, že přes občasné snížení ukládání minerálních zásob v kostech se tento proces nezpomaluje natolik, aby prokázal, že tyto druhy během nízkých teplot hibernovaly. Výsledky spíše mluví o opaku (Woodward *et al.*, 2011). Australská naleziště byla rozšířena a počet nalezených fosilií se zvyšuje každou chvíli. Tento fakt

---

<sup>3</sup> Teropodní *Troodon formosus* a blíže nespecifikovaný hypsilophodontid.

dokazuje vyšší zastoupení dinosaurů v jižních zeměpisných šířkách, než se dříve předpokládalo. Nejen jejich počty, ale také diverzitu, na kterou se zaměřila další studie australských paleontologů v čele s Bensonem (2012). Autoři popsali fosilie postkraniálních kostí a zubů minimálně čtyř druhů teropodů z lokalit Flat Rocks a skupin Strzelecki a Otway. Je možné, že druhů je až 9, ale polovina je známa pouze z jedné fosilie, takže nelze spolehlivě určit přesný počet. Jedná se převážně o zástupce kladu Allosauroidea a menších bazálních zástupců celurosaurů. Z toho je možné usuzovat, že polární teropodní fauna, se neskládala pouze z úzce specializovaných druhů, které zde byly schopny přežít, ale též z druhů známých z klimaticky příznivějších podmínek (Benson *et al.*, 2012).

Důkaz pro endotermii dinosaurů přinesla i studie využívající komparativní metodu, kdy na univerzitě ve Washingtonu zkoumali odhadovanou spotřebu kyslíku při chůzi a běhu třinácti bipedních dinosaurů a jednoho dinosauromorfa oproti dnešním endotermům a ektotermům (Pontzer *et al.*, 2009). Použitá metoda byla založena na lokomočním modelu počítajícím se svalovým objemem, výškou kyčlí, délkou končetin a kroku a následnou fylogenetickou analýzou. Výsledek byl celkem jednoznačný ve prospěch endotermie. Již při chůzi byl překročen aerobní rozsah pro pět největších zástupců ve srovnání s dnešními ektotermi, jak říkají autoři studie Pontzer *et al.* (2009, str. 7783): „*Even during walking, the required metabolic output for the five largest species (a juvenile Gorgosaurus, Dilophosaurus, Plateosaurus, Allosaurus and Tyrannosaurus) exceeded the range of aerobic capacity seen in extant ectotherms.*“ S chybou metody a měření a konzervativním přístupem by závěrem bylo, že se endotermie u dinosaurů vyvinula několikrát nezávisle a byla sekundárně ztracena, což je možné, ale velmi nepravděpodobné v rámci jednoho kladu (např. Coelurosauria). Metoda ovšem počítá s tím, že dinosauři měli endotermní, respektive savčí nebo ptačí, dýchací soustavu (Pontzer *et al.*, 2009).

S hledáním odpovědi na endotermii dinosaurů se přišlo na nové teorie, které by mohli vysvětlit tento problém. Jednou z nich je gigantotermie, hypotéza, že velcí dinosauři nemohli být endotermní, jelikož by se přehřáli, a proto byli spíše závislí na okolí (přes den se zahřívali a v noci sálali naakumulované teplo do okolí). Pro podporu této teorie mluví jednoduchá fyzika stejně jako u limitu velikosti



dinosauřího vejce, tzv. cube square law (viz kapitola 5. 1. 1). S rostoucí velikostí se zmenšuje obsah těla vůči jeho objemu, to by například při odhadované 100 tunové hmotnosti druhu *Argentinosaurus huinculensis* vyústilo v jeho přehřátí, pokud by byl endotermní (Currie, osobní sdělení 2015). Tuto hypotézu ovšem odmítá studie, která porovnává závislost tělesné teploty a velikost živočicha analýzováním histologie kostí s následnou matematickou analýzou (Griebeler, 2013). Griebelerová (2013) revidovala výsledky starší studie pracující s rovnicí tělesné teploty (Gillooly *et al.*, 2006) a zvýšila počet studovaných vzorků z původně 8 dinosaurů na 18. Griebelerová (2013) výsledky předchozí studie považuje za neprůkazné, jelikož je založena pouze na matematickém modelu a nebere v úvahu evoluční specializace a ekologii vybraných exemplářů. Gigantotermie také vysvětluje přežití pouze velkých dinosaurů za polárním kruhem, ale selhává u menších druhů, kteří tímto mechanismem termoregulace nemohli vzhledem k menší velikosti disponovat. Někteří paleontologové (Mareš, 1993; Currie, osobní sdělení 2015) též věří, že charakteristické znaky určitých druhů (hřbetní plachty či pláty) mohou mít spojitost mimo jiné s termoregulací. Druhou hypotézou je mezotermie, tedy endotermní poikilotermie, schopnost zahřát tělesnou hmotu usilovnou prací svalstva. Podporu teorii vyjadřuje studie, která porovnává rychlost růstu osteonů 381 druhů současných a vyhynulých organismů (Grady *et al.*, 2014). To je ovšem zavádějící, jelikož růst může být ovlivněn také jinými faktory jako je nedostatek potravy či nemoc.

Nejpřesnější údaje o teplotě dinosaurů přinesl pokus vědců z kalifornského technologického institutu (Caltech), kteří dokázali skutečně změřit teplotu dinosauřího těla (Eagle *et al.*, 2011). Spočítáním vazeb mezi izotopy uhlíku a kyslíku při vytváření minerálu apatitu, který je v malém množství přítomen v kostech a zubní sklovině, byli schopni určit teplotu zvířete, jelikož počet vazeb je na teplotě přímo závislý. Vzorkem byly zuby sauropodních druhů *Apatosaurus ajax* a *Brachiosaurus brancai* a výsledek byl mezi 36 a 38°C s chybou  $\pm 1^\circ\text{C}$ , na úrovni dnešních savců. Přestože je to nezpochybnitelný údaj o teplotě těchto exemplářů, nemůže nám potvrdit, jestli byli endotermní, potvrzuje pouze fakt, že měli teplotu stejnou jako dnešní savci (Eagle *et al.*, 2011). Chystají se další pokusy zahrnující větší počet zkoumaných objektů i mimo klad Sauropoda.

Ze všech těchto hypotéz nelze vytvořit jednu ucelenou teorii, která by nám konečně zodpověděla otázku termoregulace dinosaurů. Závěrem můžeme podle dosavadních důkazů říci, že dinosauři rozhodně nebyli čistě ektotermními tvory a že teropodní větev byla s největší pravděpodobností endotermní. Sauropodní druhy mohli být gigantotermní nebo mezotermní a ptakopánví mohli disponovat čeled' od čeledi různými typy mechanismu termoregulace. Možnou alternativou je, že měli úplně jiný způsob termoregulace, který ještě nebyl odhalen (Currie, osobní sdělení 2015).

## **5.4 Predační adaptace**

Každý druh podléhá evolučním tlakům prostředí, aby byl úspěšnější. Druh, který si vyvine určitou specializaci a efektivně se adaptuje na ekologickou niku, ve které žije, je samozřejmě zvýhodněn. Předtím, než se budu věnovat ekologii a etologii teropodních dinosaurů, je třeba pochopit, jaké adaptace získali a v čem jim tyto adaptace pomohli prosperovat. Ať už se jedná o mrchožrouta nebo aktivního lovce, důležitá je pro dravce rychlost, obratnost, síla, inteligence, citlivé smysly a účinné zbraně schopné uchvátit a usmrtit kořist.

### **5.4.1 Anatomie smyslových ústrojí**

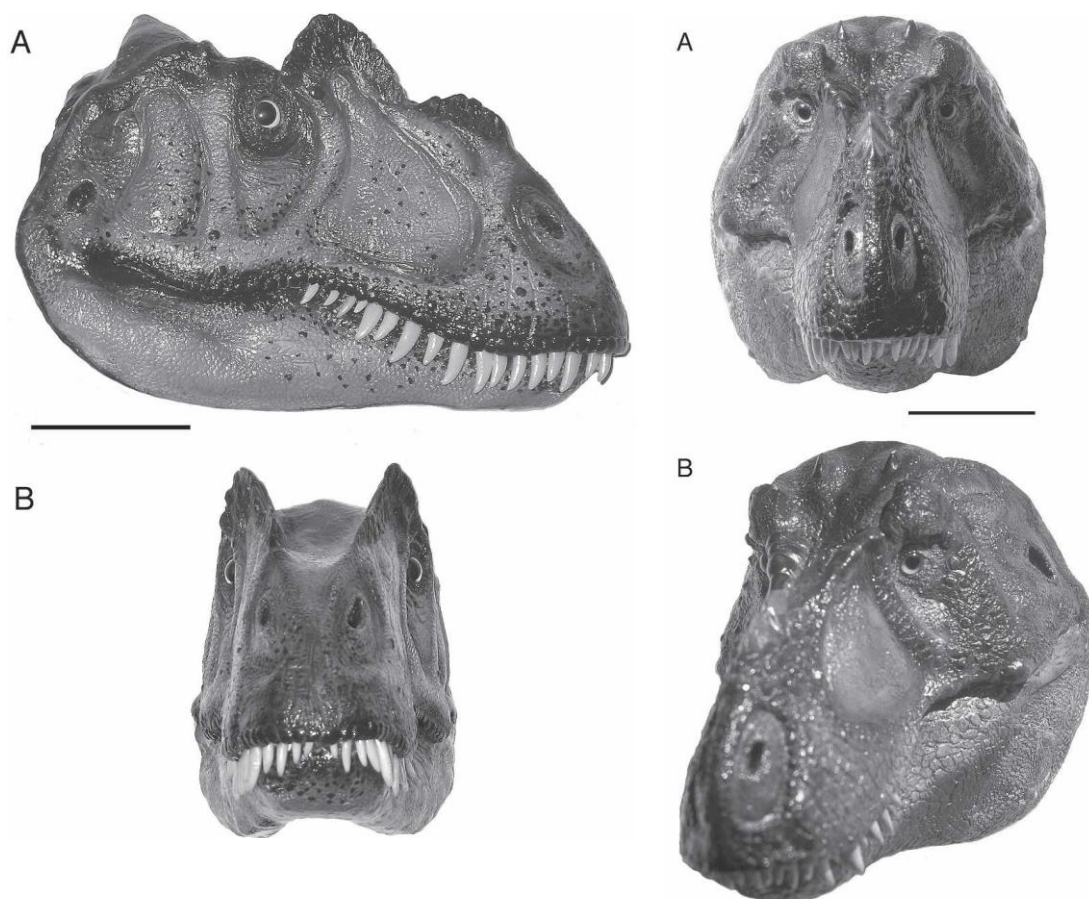
Zrak, sluch a čich, stejně jako u současných šelem, dravých ptáků a jiných lovců, patří mezi základní smysly teropodních dinosaurů. Zjistit však, na jaké úrovni jejich smyslová ústrojí byla, je obtížná a v mnoha případech stále velice spekulativní disciplína. Nejvíce odpovědi přináší studium kraniálního skeletu, především mozkové dutiny a dalších pneumatizovaných částí lebky, a následné porovnávání s blízkými příbuznými dinosaurů (ptáci a krokodýli). Dříve se vytvořil výlitek lebečních dutin exempláře (tzv. endocast), který se následně zkoumal (viz obr. 16). Dnes se používá počítačová tomografie s následnou 3D vizualizací lebečních dutin v počítači, případně se z dat poskytnutých CT vytvoří model na 3D tiskárně, který se porovnává s typickými zástupci současných druhů. Účinnost smyslů se odhaduje podle tvaru a množství tkáně, která vyplňuje lebeční dutiny. Pro analýzu zraku lze navíc využít poznatky z biomechaniky (postavení očních a dalších kraniálních struktur).



**Obr. 16** Výlitek mozkovny druhu *Tyrannosaurus rex* z muzea v Sydney, Austrálii. Vlevo je velmi nápadný zakulacený čichový kyj (*bulbus olfactorius*), spodní výčnělky jsou nervové kanály (převzato z en.wikipedia.org, 2008).

Teropodní dinosauři si během evoluce vyvinuli zrakové ústrojí na vysoké úrovni díky postupnému zvětšování mozkovny a posouváním očních ze strany lebky dopředu, které umožnilo překrytí vizuálních polí obou očí a vznik binokulárního vidění. Stevens (2006) studoval míru stereoskopického vidění 7 dravých dinosaurů na rekonstruovaných modelech jejich hlav modifikovanou technikou využívanou v očním lékařství (inverzní OFP - inverse ophtalmic field perimetry). Došel k množství zajímavých výsledků, které vedly k dnes už obecně uznávaným hypotézám o prostorovém vidění dinosaurů (Currie, osobní sdělení 2015). *Allosaurus fragilis* ze svrchní jury (155-145 Ma, stupeň kimmeridž až tithon) měl rozpětí viditelného zrakového pole (dále BFoV - binocular field of view) 20°, které je srovnatelné s dnešními krokodýly, mladší druh *Carcharodontosaurus saharicus* z období křídy (100-93 Ma, stupeň cenoman) měl již BFoV dvojnásobné. Další analyzované druhy měli BFoV ještě širší: *Daspletosaurus torosus* stáří 77-73 Ma (stupeň kampán) přibližně 50°, *Velociraptor mongoliensis* ze svrchní křídy (75-71 Ma, stupeň kampán) a *Tyrannosaurus rex* (68-66 Ma, stupeň maastricht) shodně 55° a *Troodon formosus* stáří 75-65 Ma (stupeň kampán až maastricht) 60°. Jedním výsledkem Stevensovy (2006) studie je, že fylogeneticky starší druhy nemají tak vyvinuté binokulární vidění ve srovnání se svými mladšími

příbuznými, protože oči jsou umístěny více laterálně a mají delší a mohutnější čenich, který brání nejen většímu propojení BFoV, ale i pohledu dolů (viz obr. 17).



**Obr. 17** Nalevo je druh *Allosaurus fragilis* z laterálního (A) a kraniálního (B) pohledu. Binokulární vidění je limitováno vysokým čenichem, malými očima a nápadnou kostí slzní (*os lacrimale*) před očnicí. Vpravo je druh *Tyrannosaurus rex* z kraniálního (A) a kraniolaterálního (B) pohledu. Na první pohled lze vidět významné zmenšení čenichu a posun očí do přední části hlavy. Měřítka odpovídá 5 cm (převzato ze Stevense, 2006).

BFoV u teropodů z období svrchní křídly zpravidla přesahovalo 50°, to je více, než má většina moderních dravých ptáků včetně jestřába nebo orla, jejichž zrak je považován za jeden z nejlepších v živočišné říši. Podle Stevense (2006) tato data mohou též napovědět více o strategii lovu. Alosauři s více periferním viděním kořist přepadávali ze zálohy a dravci s lepším stereoskopickým viděním byli schopni kořist aktivně pronásledovat (více viz kapitola 6. 3). Podstatou binokulárního vidění, mimo anatomických změn na lebce, je schopnost zrakové vjemy zpracovat a vlastnit odpovídající zrakový orgán, to vyžaduje složitější nervové struktury a oko. 3D skeny

mozkovny tyranosaurů prokázaly přítomnost značně vyvinutých zrakových nervů, velikého zrakového laloku a rekonstruované modely lebky ukazují, že oči tohoto obřího teropoda měly velikost pomerančového plodu (průměr cca 8 cm). Výpočty ostrosti zraku předpokládají u tyranosaura schopnost vidět až na vzdálenost 6 km<sup>4</sup> a dobré vidění v noci (Stevens, 2006). Avšak podobné údaje jsou spekulativní, jelikož chybí informace o nervových spojeních jednotlivých smyslů s CNS a samotné vnitřní uspořádání smyslových orgánů (větší oko automaticky neznamena lepší ostrost).

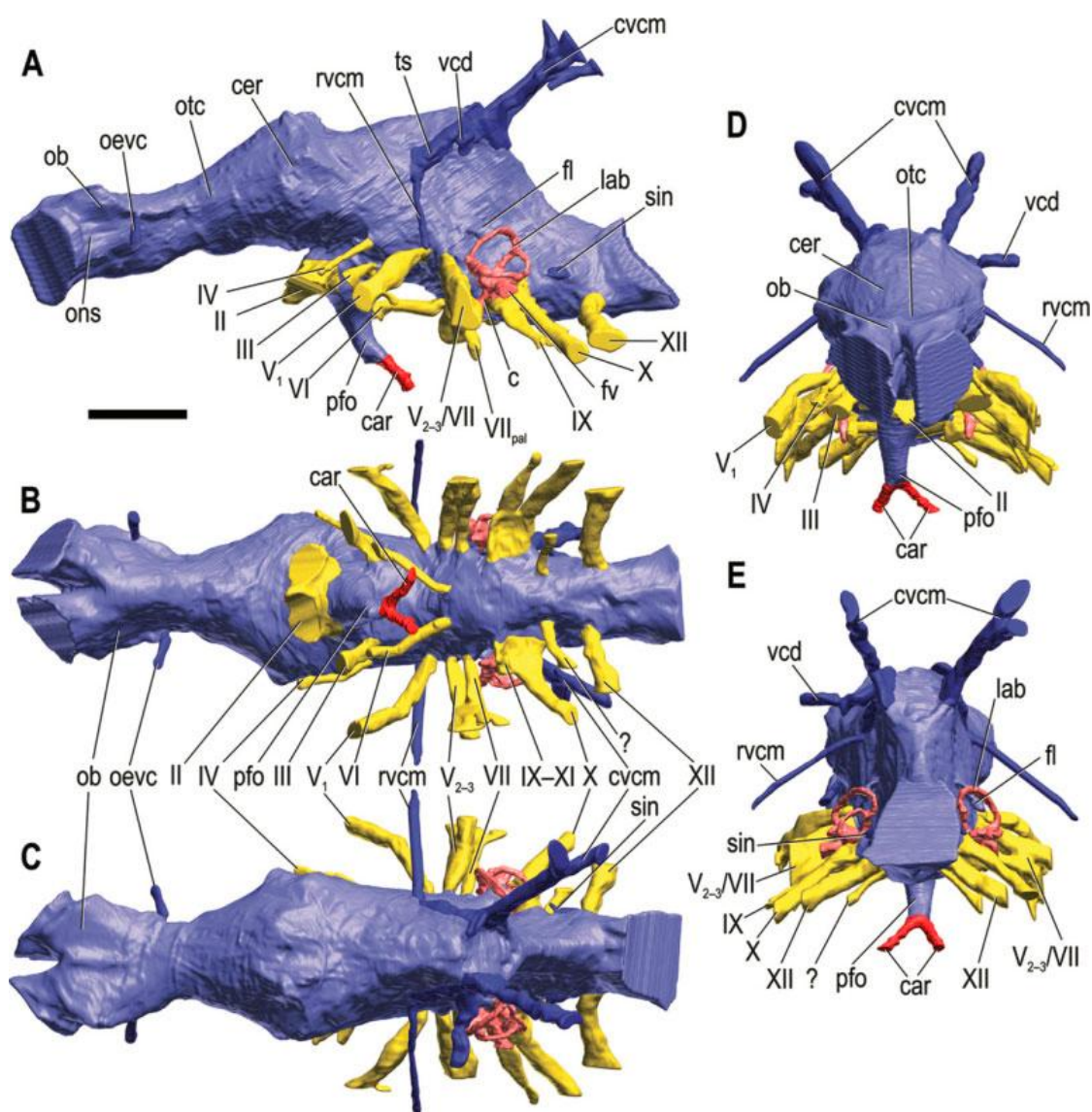
Sluchové a čichové schopnosti vyhynulých druhů se zjišťují mnohem složitěji, než je tomu u zraku. Zde si nelze pomoci biomechanikou, výzkum se orientuje pouze na analýzu lebečních dutin použitím technologií 3D zobrazování a komparací se současnými živočichy. Witmer a Ridgely se dlouhodobě věnují výzkumu kraniálních struktur ptáků, krokodýlů a vyhynulých archosaurů. Publikovali řadu studií (Witmer, 2001; Witmer *et al.*, 2003; Witmer a Ridgely, 2008; 2009) o uspořádání mozkových dutin (viz obr. 18), paranasálních (vedlejších nosních) dutin nebo vnitřního ucha ptáků a dinosaurů, primárně čeledi Tyrannosauridae. Lebky teropodních druhů vykazují vysokou míru pneumatizace a velkými paranazálními dutinami procházel aktivně vzduch, což je zásadní rozdíl oproti savcům, jejichž vedlejší nosní dutiny jsou z většiny uzavřeny kostní hmotou. Výsledkem tohoto uspořádání je, že lebka je přibližně o 5% lehčí a cirkulace vzduchu v dutinách umožňuje lepší zpracování přicházejících čichových vjemů (Witmer a Ridgely, 2008). Ve své poslední studii Witmer a Ridgely (2009) shrnují dřívější poznatky o smyslových ústrojích tyranosauridů analýzou tří exemplářů druhu *Tyrannosaurus rex*, jednoho vzorku juvenilního druhu *Gorgosaurus libratus* a blíže nespecifikovaného exempláře lebky (Cleveland skull CMNH 7541)<sup>5</sup>.

---

<sup>4</sup> Člověk dokáže rozpoznat objekty na maximální vzdálenost 1,5 km.

<sup>5</sup> Katalogové číslo vzorku. Písmena jsou zkratkou instituce (v tomto případě CMNH - Cleveland Museum of Natural History).





**Obr. 18** 3D sken mozku tyransaura s pohledy laterálně (A), ventrálně (B), dorzálně (C), kraniálně (D) a kaudálně (E). Modře je vyznačená mozková tkáň, tmavě modře velké cévy, žlutě nervové kanály, růžově vnitřní ucho a červeně zásobní tepna. Zkratky popisují jednotlivé názvy mozkových struktur a kanálů (převzato z Witmera a Ridgelyho, 2009).

Velikost čichové komory, přestože neznáme plochu pokrytí dutiny čichovým epitelem, a velikost čichového laloku naznačují, že tyransauři měli vytríbený čich, který jim umožňoval vycítit potravu na kilometry daleko. Hlemýžďová sekce a dutiny středního ucha jsou hlavní dva zdroje informací o sluchu tyransaurů. Blanitý hlemýžď je znatelně prodloužený a v kombinaci s uspořádáním středního ucha tito predátoři slyšeli velmi dobře s důrazem na nízké frekvence pod 20 Hz, čili vnímali infrazvuk. Nízké frekvence jim pravděpodobně pomáhaly sledovat kořist na dlouhé vzdálenosti,

a též je mohli využívat při vnitrodruhové komunikaci (Witmer a Ridgely, 2009). Díky zachování kostěného labyrintu ve vnitřním uchu je možné rekonstruovat postavení hlavy a schopnost udržovat rovnováhu. Polokruhovitě kanálky, které tvoří základ rovnovážného ústrojí, tyranosaurů jsou podobnější svou strukturou a velikostí ústrojí malých agilních celurosaurů jako *Velociraptor mongoliensis* nebo *Utahraptor ostrommaysorum* než podobně velkých starších predátorů (*Allosaurus*, *Majungasaurus*, apod.). Je tedy pravděpodobné, že i přes svou hmotnost a velikost byli hbití, rychlí, dokázali dobře udržovat rovnováhu a mohli pozorovat objekt při běhu díky rychlým pohybům očí, hlavy a krku řízeným z rovnovážného ústrojí. Spojení očního svalstva a polokruhovitých kanálků je jediný závěr Witmerovy a Ridgelyho studie (2009) týkající se zraku. Autoři sami přiznávají, že jimi nasbíraná data nepřináší v této otázce nic nového a Stevensova studie (2006) založená na jiné technice podává více informací (viz výše).

#### **5.4.2 Encefalizační kvocient**

Intelligence dinosaurů je téma, o kterém nevíme mnoho. Představu o dinosauři schopnosti myslet nám může dát velikost mozku. Jednoduchou metodou měření intelligence je tzv. EQ (encefalizační kvocient), který je vyjádřen jako relativní velikost mozku zvířete definovaná poměrem velikosti mozku typického zvířete o stejné hmotnosti k objemu těla. Referenčním zvířetem pro dinosaury je krokodýl, který má tedy EQ rovné 1 (Currie, osobní sdělení 2015).

EQ byl vypočítán pro většinu skupin dinosaurů a výsledky nejsou překvapující. Nižší EQ mají samozřejmě býložraví dinosauři jako ceratopsidi, ankylosauři, sauropodi (všichni pod hodnotou 1) a ornitopodi (lehce nad hodnotou 1), vyšší EQ mají dravé druhy, jejichž způsob života vyžaduje složitější procesy myšlení. Bazální zástupci teropodních dinosaurů disponují EQ okolo 2 a druhy z kladu Maniraptora dosahují hodnot 5-9. Nejvyšší EQ s hodnotou 13,8 má *Bambiraptor feinbergorum* (viz kapitola 5. 2. 1) ze svrchní křídy (75-70 Ma, stupeň kampán až maastricht), což ho dostává na stejnou pozici s většinou dnešních ptáků. Vyšší inteligenci naznačuje i anatomické uspořádání prstů, které pravděpodobně umožňovalo uchopení kořisti (Socha, 2011).

Encefalizační kvocient samotný však není příliš přesný údaj, jelikož velikost mozku nemusí nutně odrážet míru inteligence daného živočicha. Inteligenci musíme odvozovat spojením různých informací jako je struktura mozku, velikosti jednotlivých částí mozku, anatomické charakteristiky (ruka bambiraptora), a další (Currie, osobní sdělení 2015).

### 5.4.3 Lokomoce

Všichni teropodní dinosauři se pohybují bipedně, avšak obratnost a hlavně rychlost jsou předmětem nekončících debat mezi paleontology. Každá studie staví své závěry na odlišných metodách, jejichž výsledky si protirečí a brání dosáhnout všeobecného konsenzu. Ať už se jedná o matematické modely (délka končetin, celková hmotnost, hmotnost svalstva zadních končetin, aerobní výkonnost, apod.), měření vzdálenosti stop z ichnofosilií a následné výpočty rychlosti nebo biomechaniku, výsledné hodnoty mají široký rozptyl.

Malé teropodní druhy vynikaly svou rychlostí a agilitou. Nejvíce informací přichází z ráje ichnofosilií, Jižní Koreji. Díky rozestupu stop můžeme rozeznat fáze chůze, běhu, akcelerace a vypočítat rychlost pohybu dinosaura. Velmi zachovalé stopy blíže nespecifikovaného menšího teropoda z jihokorejské geologické skupiny Neungju z období křídý studovali vědci Kim a Huh (2010). Zjistili, že predátor klusal rychlostí přibližně 11 km/h, následně zrychlil na 15-33 km/h a dosáhl maximální rychlosti cca 39 km/h. Stopy se v naprosté většině případů zachovávají v měkkém podkladu (bahnité koryto či břeh řeky, blátivý terén), z čehož lze usuzovat, že tyto hodnoty nedosahují skutečného maxima, kterého byl predátor schopen. V okolí se jiné stopy stejného stáří nezachovaly, takže lze pouze spekulovat nad důvodem jeho náhlého zrychlení, jestli byl na lovu nebo na útěku (Kim a Huh, 2010).

Zajímavým příspěvkem do diskuze o lokomoci teropodních dinosaurů je studie Grossiho *et al.* (2014), kteří experimentovali s kuřaty, kterým připevnili umělý ocas a pozorovali rozdíly v pohybu. Změna těžiště nutila kuřata vertikálně natočit femur a upravit postoj při chůzi na více přikrčený. Autoři postulují, že pohyb zadních končetin fylogeneticky starších teropodních dinosaurů, kde byla hlavní hnací silou kyčel, se během evoluce změnil na pohyb hnaný z kolenních kloubů. Dále navrhuje, že podobné



pokusy s recentními ptáky by mohly přinést řadu odpovědí na lokomoci teropodních dinosaurů (Grossi *et al.*, 2014). Přestože se autorům nedá vyčíst originalita, nezohledňují velké množství faktorů (morfologie a anatomie kuřat) a studie přináší spíše více dohadů než faktů.

Rychlost velkých teropodů je prozkoumána mnohem podrobněji. Bakker (1986), který mezi prvnímirazil myšlenky o dinosaurí endotermii, vysoké inteligenci a přímé příbuznosti dinosaurů s ptáky, je dodnes považován za rebela paleontologie a již v 80. letech připisoval tyranosauovi rychlost přes 72 km/h. Dnes víme, že tento údaj je značně nadhodnocený a s realitou nemá mnoho společného. Farlow *et al.* (2000) publikovali obsáhlou studii zaměřenou na lokomoci velkých teropodních dinosaurů, kde spojili tehdejší vědomosti o hmotnosti a velikosti velkých predátorů a fosilních záznamech jejich stop. Výpočty naznačují, že velcí karnivoři jako *Tyrannosaurus* neběhali (chybí u nich letová fáze běhu, čili vždy jedna končetina se dotýkala země), ale byli schopni rychlejší chůze. Uvažují, že rychlý běh u průměrně hmotného dospělého dravce velikosti tyranosaura či gorgosaura nepřipadal v úvahu, protože by si mohl přivodit zranění nebo dokonce smrt při pádu. Maximální bezpečnou pádovou rychlost odhadují na 40 km/h, konzervativnější přístup počítá s hodnotou mezi 20-25 km/h (Farlow *et al.*, 2000). Tato hypotéza má oporu v matematickém modelu, který autoři vytvořili, ale její logika je poněkud děravá. Žádný živočich nemá bezpečnostní pojistku, která by mu znemožňovala například běžet rychleji, je limitován pouze anatomii a morfologií těla a vlastní výkonností. Člověk se může při rychlém běhu následkem pádu též smrtelně zranit, ale tento fakt neeliminuje schopnost běžet, pokud se tak rozhodne. Ve fosilním záznamu existuje mnoho případů zhojených zranění způsobených pádem, jak zjistili Foth *et al.* (2015), kteří se léta věnují studiu paleopatologie alosauridů a dalších predátorů. Hutchinson a Garcia (2002) říkají, že tyransauři a jim podobně velcí predátoři nemohli běžet a dosahovat rychlostí vyšších než 40 km/h, jelikož by svalstvo zadních končetin muselo tvořit až 86% hmotnosti těla<sup>6</sup>. Základem modelu je muskulatura zadních končetin kuřete a krokodýla, což je zásadní problém studie. Jako zástupce ptáků by byl validní spíše pštros a krokodýl je naprosto

---

<sup>6</sup> Výpočet pro dospělého jedince s hmotností 6 tun.

nevhodná volba vzhledem k jeho způsobu lokomoce. Problémem výše zmíněných studií je ve využití nepřímých důkazů a chybí lepší srovnání se současnými živočichy.

Sellers a Manning (2007) zvolili u své práce propracovanější přístup založený na vývojové robotice, která díky přesným počítačovým modelům vykazuje relevantní výsledky. Byly vytvořeny modely tří současných živočichů (člověk, emu a pštros) a pěti teropodních dinosaurů různé velikosti. Nejmenším je přibližně 3 kg vážící *Compsognathus longipes* z období svrchní jury (150 Ma, stupeň tithon), dále *Velociraptor* (20 kg), 430 kg těžký *Dilophosaurus wetherilli* z období spodní jury (193 Ma, stupeň sinemur), *Allosaurus* (1400 kg) a *Tyrannosaurus* (6000 kg)<sup>7</sup>. Sellers s Mannigem (2007) uvádí, že počítačový model není dokonalý a zdůvodňují to nedostatečnou výpočetní kapacitou, přesto říkají, že algoritmem vypočítaná data tří současných zástupců odpovídají experimentálním měřením, a předpokládají správné výsledky i u vyhynulých taxonů. Nejrychlejším byl drobný *Compsognathus* s rychlostí téměř 64 km/h, ostatní teropodní dinosauři dosahovali rychlostí 35-38 km/h a tyranosaurus až 28 km/h, což je shodné s modelem člověka<sup>8</sup> (Sellers a Manning, 2007). Podobnou stavbu a hmotnost těla jako tyranosauridi měli jihoameričtí abelisauridi, na jejichž postkraniální kostře jsou dobře patrná místa úponů velkých svalů zadních končetin. *Carnotaurus sastrei* vážil jen asi třetinu hmotnosti tyranosaura, avšak jeho *m. caudofemoralis* (sval zodpovědný za retrakci zadní končetiny k ocasu) byl podobně masivní, to naznačuje, že karnotaurus byl mezi velkými teropodními dinosaurů sprinter. Obýval stejnou ekologickou niku jako mnohem větší karcharodontosauři, rychlý běh tak karnotaurům umožňoval specializovat se na odlišnou kořist a oba druhy koexistovali, aniž by si potravně konkurovali (Persons a Currie, 2011). Zatím se však jedná o dobře podloženou hypotézu, žádný další výzkum ohledně rychlosti karnotaura nebyl zpracován.

Velcí predátoři tedy dokázali běhat rychle, ale rychlost není vše. Experimentální výzkumy prokázaly, že s obratností na tom nebyli tak dobře, jejich schopnost rychle měnit směr, ihned zastavit a zrychlit byla ovlivňována hmotností těla (Currie, osobní

---

<sup>7</sup> Hmotnost byla zprůměrována z výsledků předložených jinými autory (např. O'Gorman a Hone, 2012).

<sup>8</sup> 28 km/h odpovídá rychlosti maratónského běžce, u člověka je to tedy rychlejší klus.

sdělení 2015). Tyranosaury si tedy můžeme představit jako velká dopravní letadla, jejichž poloměr zatáčky se počítá na kilometry oproti malým osobním letadlům.

#### 5.4.4 Usmrcení kořisti

K usmrcení kořisti používali teropodní dinosauři svých drápů a čelistí. Predátoři z kladů Dromaeosauridae, Troodontidae a někteří zástupci skupiny Maniraptora, kteří mají fylogeneticky blízko k ptákům, disponovali masivním srpu podobným drápem na druhém prstu zadní končetiny (neodborně označováni jako srpodrápí), například rod *Deinonychus* z období spodní křídy (115-108 Ma, stupeň apt až alb), jehož název doslova znamená „strašný dráp“ (viz obr. 19). Primárně jej využívali jako zbraň k sekání a následnému přidržení a trhání kořisti, ale někteří paleontologové věří, že jim sloužil též ke šplhání (Bakker, 1986; Currie, osobní sdělení 2015). Navíc jim anatomie zadní končetiny umožňovala dráp nosit zdvižený, aby se neopotřeboval při kontaktu se zemí. Podobně jako na zadních i na předních končetinách měli ostré drápy, které jim sloužily jako nástroje k udržení se těla oběti nebo k usmrcení. Přímým fosilním důkazem je slavný exemplář dinosaurů druhu *Velociraptor* a *Protoceratops andrewsi*, kteří zemřeli společně během souboje. Přední dráp levé končetiny velociraptora je umístěn blízko krčních obratlů býložravce, to naznačuje, že dravec dráp zasekl hluboko do krku oběti (Farlow a Holtz, 2002).

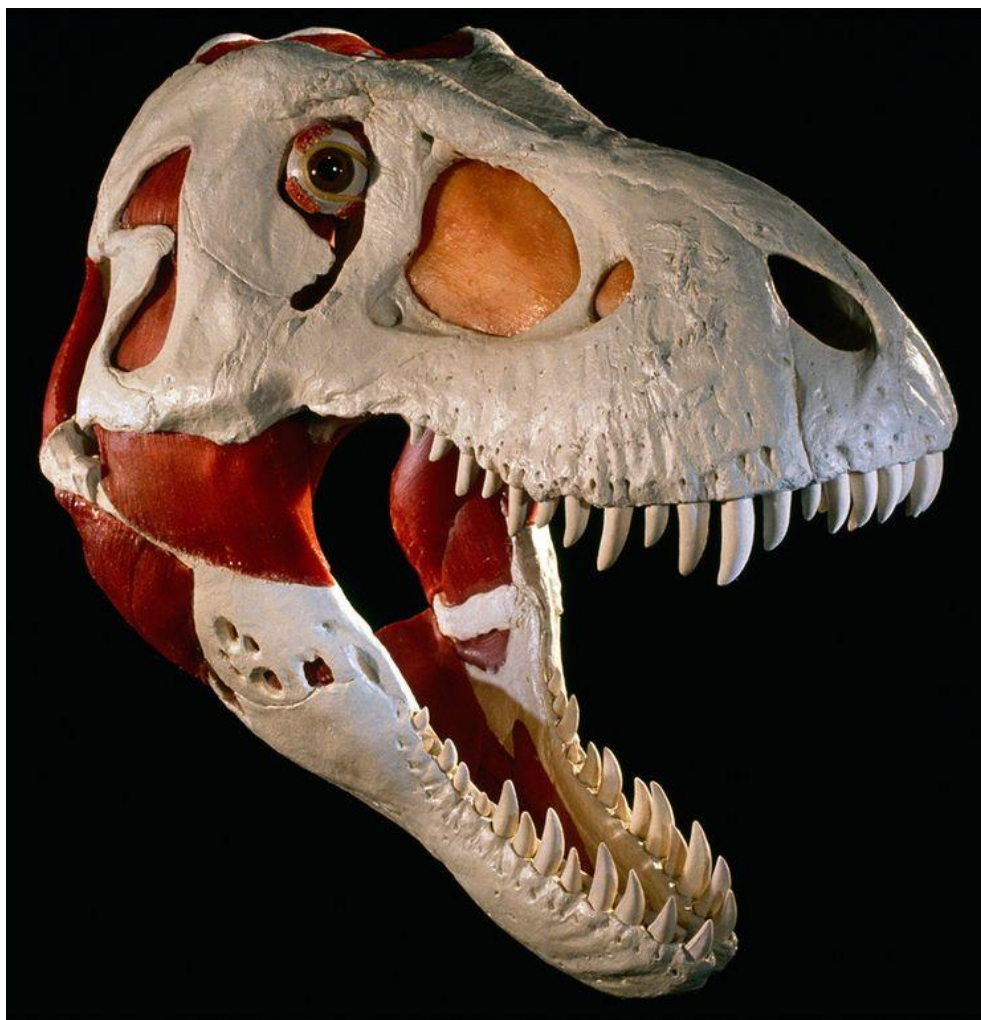


**Obr. 19** Levá zadní noha holotypu druhu *Deinonychus antirrhopus* se zdviženým druhým prstem disponujícím velkým drápem. Vlevo anteriolaterální a vpravo laterální pohled (převzato z en.wikipedia.org, 2011).

Na druhé straně jsou velcí predátoři jako abelisauridi a tyranosauridi, jejichž přední končetiny jsou velmi malé (nejvíce znatelné u tyranosaurů). Důvod, proč byly tak malé a že je ve fosilním záznamu jasně viditelný trend k jejich dalšímu zmenšování, je nejasný a spekulace na toto téma se v poslední době množí. Jednou hypotézou je jejich využití při páření jako intimního nástroje k drbání partnera, pravděpodobnější se jeví teorie stability těla. Zmenšování předních končetin se zdá být daní za zvětšování kraniální části skeletu a tato přímá úměra je u nalezených exemplářů patrná (Currie, osobní sdělení 2015). Tyto skupiny dravých dinosaurů též neměly zvětšený dráp na zadní končetině a všemi prsty došlapovaly na povrch, čili zadních končetin jako zbraní neužívaly, pouze si jimi přidržovaly ulovenou kořist díky své hmotnosti. K ulovení a zabití kořisti tedy používali jen své čelisti a v tomto ohledu je evolučně nejlépe vybaveným predátorem opět *Tyrannosaurus rex*.

O síle stisku čelistí a potravních návycích tyranosaura bylo publikováno již mnoho studií, nejnovější je z roku 2012 britských vědců Batese a Falkinghama. Analýzou mnoha faktorů (celková hmotnost, setrvačnost, kosterní a svalová geometrie lebky) pomocí technologie MDA (multi-body dynamic analysis) u juvenilního a dospělého exempláře tyranosaura dokázali vypočítat maximální sílu stisku čelistí, kterou porovnávali s rodem *Allosaurus*, recentním krokodýlem druhu *Alligator mississippiensis* a dospělým člověkem. Lebky studovaných exemplářů byly naskenovány laserem a muskulatura rekonstruována na základě ploch k upnutí svalů a analogií s kraniálním svalstvem aligátora. Model rekonstrukce lebky se svalstvem je na obr. 20. Výsledky jsou ohromující: Maximální síla skusu dosahuje u předních zubů 31 kN a u zadních zubů 57 kN, to je síla mezi 3-5 tunami na kilogram, která dělá z tyranosaura suchozemského živočicha s nejsilnějším stiskem čelistí v historii planety, nejenže dokázal trhat velké kusy masa z těla oběti, ale i drtit samotné kosti. Autoři přiznávají, že vypočítané hodnoty u člověka a aligátora lehce přesahují experimentálně naměřené hodnoty, ale chyby metody a měření počítačového modelu nepřesahují  $\pm 5\%$  (Bates a Falkingham, 2012). Silnější skus měl dle dostupných dat pouze obří žralok *Carcharodon megalodon* z přelomu miocénu a pliocénu (16-1,6 Ma) s hodnotami 55-108 kN (Wroe, 2008). Již dříve Meers (2002) publikoval článek věnující se síle stisku čelistí tyranosaurů, kde jím vypočítané hodnoty dokonce přesáhly 100 kN. Meersova

matematická metoda ovšem zahrnovala málo proměnných, aby byly výsledky průkazné (Bates a Falkingham, 2012). Dalším závěrem Batese a Falkinghama (2012) je, že mladší jedinci měli sílu stisku výrazně menší a během ontogeneze se exponenciálně zvyšovala. Vyvstává však otázka, zda by tak vysoké tlaky vydržely zuby a hlavně samotná lebka. Snively *et al.* (2006) studiem lebečních kostí a jejich srůstání během vývoje dokázali, že kraniální struktura těchto dravců byla v dospělosti natolik robustní, aby ustála vysokou zátěž při kousání bez negativních důsledků. Tento fakt též podporuje závěry Batese a Flakinghama (2012), že juvenilní tyranosauři byli schopni vyvinout mnohem menší sílu stisku, jelikož neměli plně vyvinutý lebeční skelet (protáhlý čenich, neúplně srostlé nasální kosti, apod.).



**Obr. 20** Rekonstrukce lebky a čelistního svalstva tyranosaura v životní velikosti (převzato z [news.nationalgeographic.com](https://news.nationalgeographic.com), 2012).

## 6 Paleoekologie a etologie teropodů

Již výše zmíněný Robert Bakker (viz kapitola 5.4.3) ve svých knihách *Dinosauří kacířství* (1986) a *Červený raptor* (1995) vyslovil řadu hypotéz, které se až dlouhá léta poté ukázaly jako pravdivé (endotermie, potravní návyky, predací specializace, příbuznost teropodních dinosaurů s ptáky, apod.). Ve spoustě dalších se zmýlil, ale jeho práce ukazuje, jak je důležité nelpět pouze na vědeckých poučkách a důkazech, ale umět si prehistorický svět též představit, čímž inspiroval celou jednu generaci paleontologů. Rekonstrukce dávných ekosystémů a chování organismů tyto ekosystémy obývajících je jedna z nejtěžších a zároveň nejzajímavějších disciplín, kterým se paleontologové věnují. Vyžaduje nejen znalost biologie, ekologie a etologie, nutné jsou též detektivní schopnosti a fantazie. Paleoekologie studuje život vyhynulých tvorů a vliv na životní prostředí, ve kterém se pohybovali, a etologie se zaměřuje na chování těchto zvířat a interakce mezi nimi.

### 6.1 Potrava

Charakter a typ potravy můžeme odvozovat z množství různorodých informací, ať už se jedná o anatomii a morfologii, vzácné fosilie se zachovaným obsahem střev (kololity) nebo fosilizované výkaly (koprolity). Studium těchto dat odhalilo adaptaci teropodních druhů dinosaurů na nejrůznější ekosystémy, čemuž odpovídá i pestrá skladba jejich potravy. Dlouhá léta byli teropodní dinosauři považováni za obligátní masožravce (karnivorie), kteří se živili jinými dinosaury a v malé míře dalšími plazy, savci a ostatními suchozemskými obratlovci (Currie, osobní sdělení 2015). Velká část laické veřejnosti má tento názor dodnes a příčinou je nejspíše vliv médií a filmů. Níže se s jednou výjimkou věnuji skupinám teropodních dinosaurů, kteří v tomto směru vybočují nebo ukazují, že dieta dravce nemusí být nutně jednotvárná.

Nejčastější fosilií, kterou lze nalézt, jsou zuby. Zaprvé se jedná o nejpevnější kosterní struktury v těle a zadruhé anatomie dinosauří dentice umožňovala neustálou obnovu chrupu během života. Pod každým zubem bylo připraveno několik dalších, aby nahradili opotřebovaný či vypadlý zub (podobné žralokům). Dinosaur, který se dožil dospělosti a posel stářím, mohl během života ztratit stovky až tisíce zubů, proto je jejich koncentrace ve fosilním záznamu tak vysoká. Četné jsou nálezy zubů teropodních



dinosaurů v okolí fosilií býložravců (ceratopsidi, apod.), na kterých jsou známky po krmení (Currie, osobní sdělení 2015). Nedávno byly objeveny dva exempláře středně velkého (délka asi 2,5 m) opeřeného kompsognatida druhu *Sinocalliopteryx gigas* z období spodní křídy (125 Ma, stupeň barrem), jejichž břišní region obsahoval ostatky malých teropodních dinosaurů a bazálních ptáků. U prvního vzorku se jedná o část zadní končetiny dromeosaurida označeného jako *Sinornithosaurus*, u druhého vzorku dvě téměř kompletní kostry rodu *Confuciusornis* a část skeletu zadní končetiny blíže nespecifikovaného ptakopánvého dinosaura. Dle stavu znehodnocení žaludečními kyselinami, který je na fosilizovaných kololitech patrný, Xing *et al.* (2012) soudí, že býložravec byl sežrán dříve a ke smrti samotného predátora muselo dojít nedlouho poté, co zkonzumoval dva malé praptáky. Vzhledem k předpokladu Xinga *et al.* (2012), že *Confuciusornis* byl schopen letu (přinejmenším mohl plachtit) a *Sinocalliopteryx* tyto adaptace postrádal, autoři říkají, že šlo o zkušeného lovce ze zálohy (viz obr. 21).



**Obr. 21** *Sinocalliopteryx* jako lovec ze zálohy krmící se na dromeosauridovi a drobném praptákovi rodu *Confuciusornis*. Umělecká rekonstrukce (převzato z Xing *et al.*, podle Chungtata, 2012).

Zvláštní skupinou mezi teropodními dinosaurů jsou zástupci prastaré čeledi Spinosauridae z období svrchní jury až svrchní křídy (155-93 Ma), kteří v mnoha ohledech připomínají krokodýly. Čelist je úzká a protáhlá s vysoko umístěnými nozdrami, zuby kónického tvaru bez vroubkování a přední končetiny jsou mohutné

s drápy uzpůsobenými k silnému úchopu. Tyto adaptace jsou ideální pro život ve vodním prostředí a lov ryb (piscivorie), ale nepochybně byli schopni ulovit i suchozemského tvora, kterého mohli přepadat ze zálohy, když se přišel napít. Kololity nalezené u druhu *Baryonyx walkeri* obsahovaly velké množství fosilizovaných rybích kostí, stejně tak kololity druhu *Irritator challengeri*. Navíc zub iritatora byl nalezen v krční páteři ptakoještěra, dravec tedy nekonzumoval pouze vodní živočichy (Currie, osobní sdělení 2015). Zda spinosauridi obývali mořské břehy nebo koryta řek a jezer stále není jasné, ale fosilie iritatora byly objeveny v brazilské formaci Santana, jejíž sedimenty napovídají, že zde bývalo jezero se sladkou či brakickou vodou. *Irritator* tak pravděpodobně obýval jezera či řeky, které ústily do moře, a lovil mořské živočichy plující například hnízdit proti proudu řek (Sues *et al.*, 2002). Mezi spinosauridy patří doposud největší teropodní dinosaur *Spinosaurus aegyptiacus* s průměrnou délkou 16 m a typickými trnovými výběžky obratlů, které tvořily oporu pro kožnatou plachtu (viz obr. 22). Její význam je nejasný, možná jde o termoregulační mechanismus nebo display structure (viz kapitola 5. 3). Spinosauridi byli dlouhá léta záhadnou skupinou, jelikož holotyp spinosaura byl zničen při náletu spojeneckých vojsk na Mnichov během 2. světové války a do roku 1986, kdy byl objeven *Baryonyx*, se nenašla žádná fosilie patřící do tohoto kladu (Currie, osobní sdělení 2015). Studie Amiota *et al.* (2010) předkládá hypotézu, že spinosauridi byli obojživelní tvorové trávící většinu života ve vodě a na souši se pohybovali po všech čtyřech končetinách. Izotopy kyslíku v kostech odpovídají izotopům recentních obojživelných živočichů (krokodýli a želvy) a fakt, že sdíleli ekologickou niku s dalšími velkými teropody (karcharodontosauridi a tyranosauridi), nasvědčuje tomu, že se specializovali na vodní prostředí, kde měli oproti těmto dravcům zásadní výhodu (Amiot *et al.*, 2010).





**Obr. 22** Umělecká kresba spinosaura s typickou hřbetní plachtou a čelistmi uzpůsobenými k lovu ryb a jiných vodních živočichů (převzato z [es.jurassicpark.wikia.com/](http://es.jurassicpark.wikia.com/), 2015).

Rybami se živil i opeřený *Microraptor*, u kterého se dříve předpokládala dieta složená z drobných savců, ptáků a hmyzu obývajících stromové porosty, jelikož jeho pera na všech čtyřech končetinách mu pravděpodobně umožňovala plachtit mezi stromy, a byl proto považován za lesního živočicha. Obsah břišní dutiny posledního nalezeného exempláře odhalil natrávené fosilizované kosti blíže nespecifikované paprskoploutvé ryby. Lovu ryb pomáhalo uspořádání čelistního aparátu, který obsahoval zuby s částečným vroubkováním a přední část dentice byla zahnutá mírně vpřed. Vše ukazuje na fakt, že tito drobní dromeosauridi nebyli vybíraví a konzumovali vše, co bylo k dispozici (Xing *et al.*, 2013).

Za převážně hmyzožravé (insektivorie) jsou považováni teropodi z čeledi Alvarezsauridae zastoupené některými opeřenými druhy jako *Alvarezsaurus calvoi* a *Shuvuuia deserti* z období svrchní křídy (100-70 Ma). Dosahovali maximálních délek 2,5 metru, ale většina byla mnohem menší (mezi 50-100 cm), měli velmi drobné zuby (některé druhy v přední části čelistí značně redukované), přední končetiny byly silné a opatřené rýči podobným drápům, které zřejmě sloužily k rozhrabávání termištů a kůry stromů, odkud dravec doloval bezobratlé živočichy (Currie, osobní sdělení 2015).

Speciální skupinou teropodních dinosaurů jsou klady Therizinosauridae, Oviraptorosauria a Ornithomimosauria, u kterých byla prokázána konzumace rostlinné

stravy (herbivorie) či kombinace dravého a býložravého způsobu života (omnivorie). To znamenalo malou revoluci v paleontologii, protože dříve byli dinosauři děleni na obligátně masožravé teropody a obligátně býložravé sauropody a ptakopánvé dinosaury. Herbivorii nasvědčuje jednak přítomnost gastrolitů v břišní dutině a hlavně funkční morfologie čelistí a předních končetin. Gastrolity nemohou být primární určovací charakteristikou diety, jelikož se nacházejí též u recentních obligátně masožravých živočichů (např. krokodýli a dravé želvy), kteří je využívají k vyrovnávání vztlaku při pohybu ve vodním prostředí. Tito dinosauři však obývali suchozemská stanoviště, takže jim gastrolity pravděpodobně pomáhaly drtit v žaludku rostlinnou stravu (Currie, osobní sdělení 2015). Všechny skupiny se vyvinuly z malých dravých forem teropodních dinosaurů (Maniraptora) a postupem času nabývaly značných rozměrů. Mělo se za to, že tento trend souvisí se zvětšováním obsahu břišní dutiny jako u ptakopánvých dinosaurů a sauropodů kvůli zvýšení efektivity trávení rostlinné stravy, ale studie Zannové a Makovickyho (2013) nenalezla žádnou spojitost, která by tuto hypotézu potvrdila. Oviraptorosauři a ornitomimosauři, nazývaní též pštrosí dinosauři díky jejich podobnosti s dnešními nelétavými ptáky, měli zobáky bez zubů a protáhlé dlouhé krky. Živil se rostlinnou stravou a zřejmě i menšími savci, ptáky, dinosaury a vejci (Currie, osobní sdělení 2015).

Přestože vzezření pštrosích dinosaurů je zvláštní, terizinosauři jsou ještě o krok dále. První exemplář, podle kterého je pojmenován celý klad, *Therizinosaurus cheloniformis* ze svrchní křídy (72-68 Ma, stupeň maastricht) byl popsán jen na základě předních končetin, zbytek kostry se nenalezl. Jeho jméno znamená „ještěr s kosou“, jelikož přední končetiny byly 2,5 metru dlouhé a celý 1 m z této délky zaujímal obrovský ostrý dráp připomínající nástroj na sekání trávy zmíněný v názvu taxonu (viz obr. 23).



**Obr. 23** Holotyp druhu *Therizinosaurus cheloniformis*. Dokud nebyly nalezeny kompletnější fosilie, převažoval názor, že tyto masivní přední končetiny s drápy ve tvaru kosey využíval k sekání a trhání kořisti (převzato z en.wikipedia.org, 2014).

Objev byl okamžitě připisován doposud neznámému obřimu predátorovi, který musel takové drápy používat k roztrhání kořisti. Další nálezy podobných druhů byly kompletnější a pomalu se začal odkrývat příběh nejpodivnější skupiny teropodních dinosaurů. U samotného terizinosaura se doposud nenašla lebka, ale dietu můžeme odvozovat od ostatních zástupců jako je například *Erlikosaurus andrewsi* a dalších anatomických znaků. Lebka je v poměru k tělu malá a směrem k čenichu se zužuje, očníce jsou velké, zuby jsou drobné a mají listovitý tvar, v přední části úplně chybí a tvoří zobák, což velmi připomíná čelisti ptakopánvých dinosaurů. Masivní zadní končetiny tvořily oporu pro hmotné tělo a *os pubis* je u většiny terizinosaurů posunutá nahoru k pánvi, také znak ptakopánvých. Všechny tyto charakteristiky v minulosti trápily paleontology a ztěžovaly taxonomické zařazení terizinosaurů, ale dnes je již přijatým faktem, že se jedná o specifickou skupinu omnivorních dinosaurů patřících do kladu Theropoda (Zanno, 2010). Funkce velkých předních končetin má několik výkladů: Mohli je využívat k rozhrabávání termitišť, sekání porostu a přidržování rostlinné stravy a též jim mohli sloužit jako ochrana proti predátorům. Celková velikost

samotného terizinosaura se odhaduje na 12 metrů, to jej řadí mezi největší teropodní dinosaury vůbec. Přestože fosilie odhalily pernatý pokryv pouze u druhu *Beipiaosaurus inexpectus*, předpokládá se, že všichni terizinosauři byli opeření (Currie, osobní sdělení 2015). Studium endokraniální části skeletu naznačuje vysoce vyvinuté smyslové vnímání (především čich a sluch), které je zvýhodňovalo oproti jednoznačně evolučně jednodušším formám herbivorních dinosaurů (Lautenschlager *et al.*, 2012). Umělecká ilustrace pravděpodobného vzhledu terizinosaura je na obr. 24.



**Obr. 24** Umělecká rekonstrukce dospělého a dvou juvenilních zástupců rodu *Therizinosaurus*. Rodič využívá své silné přední končetiny k ohnutí stromu, aby se mláďata dostala k potravě (převzato z deviantart.net, podle Martina, 2012).

## 6.2 Potravní návyky

Neméně zajímavou stránkou paleoekologie, na kterou se v několika uplynulých letech zaměřila pozornost, je způsob, jakým predátoři konzumovali kořist. Výše (viz kapitola 5. 4. 4) jsem popisoval funkci smrtícího drápu některých dromeosauridů, který nejspíše sloužil k sekání do těla kořisti a možná ke šplhání. Fowler *et al.* (2011) přišli s odlišnou interpretací po podrobné analýze zadních a předních končetin, dentice a čelistních svalů deinonycha. Dráp na druhém prstu zadní končetiny více připomíná spár recentních zástupců řádu dravců Falconiformes jako orel či jestřáb, které Fowler *et al.* (2009) zkoumali ve své starší studii, a ti spár neuvžívají k sekání. *Deinonychus* má

úzký čenich a velké množství drobných zubů s jemným vroubkováním. Tyto morfologické znaky přesvědčily autory studie, že predátor požíral kořist podobným způsobem, jako to dělají dnešní draví ptáci. Velkým drápem zadní končetiny imobilizoval kořist, kde si vypomáhal vahou svého těla a udržoval rovnováhu dlouhým ocasem, zatímco z ještě živé kořisti začal čelistmi trhat kousky masa. Chybí přímé fosilní důkazy, ale předpokládá se, že *Deinonychus* byl opeřený, to vedlo Fowlera *et al.* (2011) k další hypotéze: Draví ptáci při požívání oběti používají křídla, aby udrželi rovnováhu a kořist se nevysmekla ze smrtelného sevření drápů. Podobné chování (tzv. stability flapping) přisuzují i deinonychovi a spekulují, že moderní ptáci mohli toto chování zdědit po svých teropodních předcích.

Potravních návyků podobných ptačím si lze všimnout též u větších teropodních dinosaurů. Snively *et al.* (2013) vytvořili 3D sken lebky a krčních obratlů alosauru a rekonstruovali jeho čelistní a krční svalstvo včetně měkkých tkání jako je hltan a průdušnice. Lebka a čelistní muskulatura alosauru nedovolovala vyvinout extrémní stisk, jako je předpokládán u tyranosauridů s robustnějším kraniálním skeletem, ale jeho krční svaly, především *m. longissimus capitis superficialis* a *m. longissimus capitis profundus* odpovědné za dorzoventrální pohyby hlavy, byly umístěny neobvykle nízko, což umožňovalo provádět rychlé výpady. *Allosaurus* s kořistí netřásl, ale doslova uzobával větší kusy masa, dokud oběť nepodlehla svým zraněním, poté ji rozčtvrtl a pozřel.

*Tyrannosaurus* a jemu podobně velcí predátoři jsou označováni jako durofágové. Durofág je živoch schopný drtit tvrdé schránky jiných organismů (typicky ulity měkkýšů) nebo kosti. Mezi recentními živočichy se jedná o hyeny či d'ábly medvědovité. Díky svému silnému stisku čelistí (viz kapitola 5.4.4) mohli tyransauri zkonzumovat kořist celou včetně kostí. Důkazem jsou koprolity přiřazené tyransaurům, které obsahovali rozdrcené kosti hadrosauridů a ceratopsidů, kteří byli častou potravou tohoto dravce, jak prokázaly nálezy otisků a rýh po zubech (DePalma *et al.*, 2013; Currie, osobní sdělení 2015; Fowler, osobní sdělení 2015). Přesto způsob krmení tyransaurů nemusel být nutně ve schématu rozdrtit a spolknout. Fowler (osobní sdělení 2015), který podrobně studuje potravní zvyklosti tyransauridů a dromeosauridů, analyzoval desítky fosilií druhu *Triceratops* a na týlním štítu několika

exemplářů našel rýhy po zubech v několika dlouhých liniích, které odpovídají dentici tyranosaura (v okolí fosilií bylo několik zubů zmíněného teropoda taktéž nalezeno) a krční obratle býložravce nesou známky zlomenin a výrazného tření mezi sebou. Fowler (osobní sdělení 2015) spekuluje, že *Tyrannosaurus* mohl s kořistí manipulovat, přenášet ji a podle odřených ploch obratlů se pravděpodobně snažil oběti utrhnout hlavu ve snaze dostat se k masitému krčnímu svalstvu, jelikož štít triceratopse neobsahoval žádné výživné látky (šlo jen o kost potaženou kůží). Pokud tomu tak skutečně bylo, dravec byl velmi inteligentní, protože takové „přemýšlení“ o kořisti (manipulace, znalost nutričně výhodných částí těla kořisti) vyžaduje složité mozkové struktury. Podobný případ je znám z Mongolska, kde byla objevena fosilie hadrosaurida rodu *Saurolophus* s okousanou pažní kostí. Jediným dravcem schopným zanechat tyto stopy obývajícím v té době stejný ekosystém byl *Tarbosaurus*, který je velmi blízkým příbuzným tyranosaura. *Humerus* saurolofa vykazuje dlouhé rýhy a deformace naznačující, že *Tarbosaurus* svými předními zuby opatrně seškrabával maso a šlachy z kostí. Je jasné, že tyranosauridi nebyli pouhými drtiči kostí a polykači masa (Hone a Watabe, 2010).

O potravních zvyklostech tyranosaurů bylo publikováno mnoho studií, ale jedna otázka je neustále diskutována: Zda byl lovcem nebo mrchožroutem. V podstatě všichni paleontologové věří, že *Tyrannosaurus* byl potravním oportunistou, který byl schopen lovit, ale nepohrdl ani jednoduše získanou stravou ve formě mršiny nebo uloupil kořist jinému predátorovi (Currie, osobní sdělení 2015). Lovit mu umožňovalo množství adaptací od silného čelistního stisku, silných dolních končetin schopných běhu až po vynikající smyslová ústrojí (viz kapitola 5.4). Na druhé straně stojí Horner zastávající názor, že *Tyrannosaurus rex* byl obligátním mrchožroutem, což je v celé živočišné říši ojedinělé. Horner (1994) oponuje, že hmotnost a velikost tyranosaura mu nedovolovala běhat, přední končetiny byly příliš malé na uchopení kořisti, stereoskopické vidění nebylo tak dokonalé, jak se předpokládá, velké čichové centrum je výhodnější u mrchožrouta než u aktivního lovce (sup) a silný stisk čelistí je též více charakteristický pro mrchožrouty (hyena). Všechny Hornerovy argumenty rozebírá Holtz (Holtz v Larson&Carpenter, 2008) a jeho teorii na základě dostupných studií kategoricky odmítá: Bylo již prokázáno, že *Tyrannosaurus* běhat mohl a jeho rychlost

stačila k ulovení pomalejších herbivorů, binokulární vidění měl kvalitní, dobrý čich a síla stisku jsou výhodné adaptace pro aktivního predátora a přední končetiny nejsou k lovu nutné (podle tohoto argumentu by například vlci byli též mrchožrouti, jelikož přední končetiny při lovu nepoužívají). Výše zmíněná studie Honea a Watabeho (2010) o způsobu krmení u tarbosaura potvrzuje, že tento dravec se živil na mršinách, jelikož zbytek dobře zachovalého skeletu saurolofa nenese stopy násilí, to ale nevylučuje, že *Tarbosaurus* nemohl být i aktivním lovcem. Dnešní mrchožrouti (hyeny, supi, apod.) se primárně živí mršinami, avšak jsou schopni v případě potřeby kořist ulovit. Horner *et al.* (2011) sečetli nalezené fosilie tyranosaurů a herbivorních zástupců ve formaci Hell Creek v Montaně a došli k závěru, že tyranosaurů bylo jednoduše příliš mnoho na to, aby se živilo pouze aktivním lovem, jak podle něj navrhuje ostatní paleontologové, protože by vyhubili všechnu kořist v okolí. Hornerův *et al.* (2011) výzkum však zanedbává důležité faktory: Formace Hell Creek je obrovské naleziště a rozhodně ještě nebyly objeveny všechny fosilie, které skrývá, spousta koster se ani nezachovala a je pravděpodobné, že tyranosauří dieta nebyla striktně zaměřená pouze na velké herbivorní dinosaury. Navíc ostatní paleontologové připouští, že tyranosaurus žral i mršiny, ne že se živil jen aktivním lovem (Bakker, 1986; Bates a Falkingham, 2012; DePalma *et al.*, 2012; Currie, osobní sdělení 2015). Zásadním důkazem se stal objev ocasních obratlů hadrosaurida (pravděpodobně druh *Edmontosaurus annectens*), v nichž je zaklíněný zub s celou korunkou patřící nepochybně tyranosauřovi a rána je v pokročilém stádiu hojení, takže býložravec žil ještě dlouho poté, co byl napaden. To je nezvratný důkaz potvrzující, že *Tyrannosaurus* aktivně lovil svou kořist (DePalma *et al.*, 2012). Horner se však nechal slyšet, že je to naprosto ojedinělý případ a razí svou teorii dále. Problém je, že Horner svou hypotézu podloženou domněnkami vyslovil před 25 lety na tehdy dostupných informacích a od té doby ani na chvíli nepřipustil, že by to tak být nemuselo. Dokonce nevydal žádnou studii věnující se dané problematice mimo výše citované (Horner *et al.*, 2011). Uznávaný vědec dnes čelí značné kritice, jelikož jeho přístup považuje většina paleontologické obce za neprofesionální (Switek, 2013).



### 6.3 Strategie predace a společenské chování

Dravci si vypěstovali rozličné způsoby predace, které uplatňují během lovu kořisti. Rozeznáváme 4 základní strategie (Currie, osobní sdělení 2015):

- 1) Přepadení - Lovec je schovaný a čeká, až se kořist přiblíží, poté udeří (krokodýl, had).
- 2) Plížení - Lovec se maskuje a opatrně se plíží ke kořisti, na kterou následně zaútočí (kočkovité šelmy).
- 3) Pronásledování - Lovec pronásleduje kořist na dlouhé vzdálenosti, dokud oběť nepodlehne únavě, poté útočí (psovitě šelmy).
- 4) Kooperace - Více jedinců loví kořist, kterou by s největší pravděpodobností sami neulovili, přičemž využívají různé taktické manévry (např. oddělení slabších jedinců od stáda, rychlejší členové nahánějí potravu směrem k ostatním). Kooperační lov můžeme dále dělit na smečkový lov (lev, vlk) nebo sociální predaci, kdy se jindy samostatně lovící individua spojí za účelem získání potravy (gepard).

Predátoři z kladu Theropoda jistě při lovu využívali strategie přepadení a plížení (viz *Sinocalliopteryx* v kapitole 6. 1). Delší pronásledování je v podstatě neprokazatelné, přesto existuje fosilní záznam z formace Glen Rose v Texasu, kde byla roku 1917 objevena 9 m dlouhá trasa se sadou dvou druhů stop, z nichž jedny patřili teropodnímu dinosaurowi a druhé stádu sauropodů. Lokalita byla bohužel ke konci 40. let 20. století zničena dílem samotných paleontologů, kteří jednotlivé bloky sedimentů rozbili a umístili do muzeí (každý samozřejmě do svého). Již během Velké hospodářské krize místní obyvatelé vysekávali stopy ze země a prodávali je. Později neznámí vtipálci vytvořili otisky lidských stop v měkkém sedimentu těsně vedle stop dinosaurů. Na tuto skutečnost se dlouho nepřišlo, stopy zaschly a mnozí je vydávali za stopy pravěkých lidí, čehož se ihned chopili kreacionisté. Glen Rose je kvůli podobným případům nechvalně známá. Naštěstí roku 1940 paleontolog Bird ještě zachovalou trasu vyfotografoval a o 70 let později Falkingham *et al.* (2014) provedli digitalizaci snímků, vytvořili virtuální mapu místa a výzkum mohl pokračovat. Stopy nasvědčují, že teropod běžel za prchajícím stádem a poté z levé strany dorážel



na posledního jedince. Výsledek lovu ale není znám. Metodu historické fotogrammetrie doporučují autoři používat u všech ichnofosilií, aby nedocházelo k další ztrátě informací jako v tomto případě (Falkingham *et al.*, 2014).

Hlavní pozornost je dnes upřena na to, zda se teropodní dinosauři sdružovali do skupin (gregarické chování), ať už v nich žili určitou část života (rodina, smečka) nebo jen za účelem lovu. Tyransauridi jsou dle fosilního záznamu nejhojnější severoamerickou skupinou dravců, ale paradoxně otisky stop jsou ve srovnání s ostatními druhy velmi sporadické. Změna přišla teprve nedávno, když McCrea *et al.* (2014) popsali nedávno exponovanou (2011) ichnofosilii z období svrchní křídy (83-66 Ma, stupeň kampán až maastricht) ze severovýchodu Britské Kolumbie. Úžasné je, že stop bylo v koridoru širokém 8,5 m více a všechny směřují stejným směrem, jedna trasa se skládá ze tří stop a dvě vedlejší ze stop dvou. Rozestup a směr otisků stop potvrzují, že se jednalo o tři jedince, podle lokomočních matematických modelů byl původcem stop buď druh *Albertosaurus sarcophagus*, *Gorgosaurus libratus* nebo *Daspletosaurus torosus*. Směr stop podává nezvratný důkaz gregarického chování některých tyransauridů, i když nelze říci, zda šlo v tomto případě o smečku, rodinu nebo krátkodobé spojení s cílem ulovit kořist (McCrea *et al.*, 2014).

Eberth a Currie (2010) popsali hromadný nález 12 jedinců albertosaura v jedné bonebed. Dravci byli v různých stádiích vývoje a zemřeli společně ve stejnou dobu, zdá se tedy, že mohli tvořit smečku. V bonebed byla též objevena vysoká koncentrace fosilizovaných stromů se známkami po zlomení a mladší sediment obsahuje množství fosilií sladkovodních bezobratlých organismů. Hypotéza autorů studie je, že oblast opakovaně zasáhly extrémní bouře následované povodněmi, které albertosauři nakonec zahubily. Existují dvě alternativy vysvětlující, proč se albertosauři sdružili na jednom místě: Buď byli přirozeně společenští a tvořili smečky, nebo je k tomu donutily okolnosti. V případě bouří a záplav mohlo jít o vyvýšené místo, kam se dravci uchýlovali, aby si zachránili život, nebo naopak po povodních mohlo nabízet nadměrný přísun snadno získané potravy, která se utopila, což se nakonec stalo i samotným predátorům (Eberth a Currie, 2010).

Přestože se v předchozím případě nepodařilo prokázat skutečné gregarické chování, Currie (osobní sdělení 2015) je velkým zastáncem teorie společenského

chování a lovu u tyranosauridů a tyranosaurů speciálně. Stejně jako Witmer a Ridgely (2009) Currie skenoval mozkové dutiny tyranosaurů a došel ke stejným závěrům jako jeho kolegové (viz kapitola 5.4.1). Hutchinson *et al.* (2011) analyzovali rozdíly v hmotnosti a lokomoci pro tyranosaury různého stáří a zjistili, že juvenilní jedinci mají proporcionálně delší kosti a mohutnější svalstvo zadních končetin oproti dospělcům, jsou mnohem lehčí a tím pádem rychlejší a agilnější. Currie (osobní sdělení 2015) věří, že skvěle vyvinuté smysly a relativně velký mozek umožňoval těmto vrcholovým predátorům žít ve smečkách a kooperovat společný lov. Currieho osobní pozorování predatorního chování lvích smeček v Africe a výsledky mnoha studií (včetně výše diskutovaných) přesvědčili o tom, že stejným způsobem loví tyranosauři. Smečka si vyhlédla potencionální kořist, rychlí a hbití mladí jedinci zaútočili, hnali oběť směrem ke starším a robustním členům smečky, kteří ji svými čelistmi se smrtícím stiskem uchvátili a usmrtili. Pokud tomu tak bylo, teropodní dinosauři měli vysokou sociální inteligenci a byli skutečnými králi svých ekosystémů (Currie, osobní sdělení 2015).

Rodičovskou péči dinosaurů odvozujeme z nepřímých důkazů a studiím recentních příbuzných (krokodýli a ptáci). Vodítka nám poskytují bonebeds (viz výše) obsahující fosilie dospělých a mladých zástupců téhož druhu nebo fosilie hnízd, na kterých sedí rodič, přičemž v okolí je několik dalších juvenilních jedinců taktéž stejného druhu. Podobné nálezy jsou však velmi vzácné. Pravděpodobně se dinosauři o svá mláďata starali, ale jak dlouho a jestli ve starším věku tvořili dále rodinná uskupení nebo smečky, není jasné (Currie, osobní sdělení 2015).

## 6.4 Nemoci

Bakterie, viry a parazitické organizmy se pochopitelně vyskytovaly i během období mezozoika a způsobovaly různě závažná onemocnění. Identifikovat chorobu z fosilního záznamu je obtížné, přesto vzácné případy se najdou. Nejaktuálnější je studie Wolffa *et al.* (2009), kteří analyzovali mnoho lebek tyranosaurů a desítky exemplářů vykazovala drobné erozivní léze na spodní čelisti, které byly dříve považovány za aktinomykotické onemocnění (infekce kosti způsobená bakteriemi a plísněmi) nebo za následky agonistického chování (kousnutí jiným jedincem). Wolff *et al.* (2009) vyloučili teorii zahrnující zranění kousnutím, jelikož rány jsou jemné

a kost nenesle známky drobných fraktur a rýh, které by se v okolí defektu vyskytovaly. Podrobným studiem recentních ptáků autoři zjistili, že léze přesně odpovídají abnormalitám na spodní čelisti moderních dravců (Falconiformes) a jiných druhů (hlavně pěvců), které způsobuje ptačí trichomonóza, běžná parazitická infekce zapříčiněná bičíkatým prvokem *Trichomonas gallinae*. Toto onemocnění postihuje horní trávicí trakt, dochází ke zduření sliznic a nekróze tkáně uvnitř ústní dutiny, které postupuje dále do jícnu a hltanu (viz obr. 25). Zvíře je slabé, dýchavičné a může zvracet, následně není schopno přijímat potravu a uhynie. U ptáků (především mládřat) je úmrtnost 50-80%. Je možné, že starší nebo podobná forma nemoci napadala také dinosaury. Podobné léze se objevují u tyranosaurů poměrně často a jiné druhy je naopak nemají, to autory studie vede k závěru, že se jednalo o endemickou chorobu šířenou vnitrodruhovým chováním (konzumace stejné potravy, možný kanibalismus). Slavný exemplář tyranosaura FMNH PR2081<sup>9</sup> nazývaný lidově „Sue“, který je zatím nejkompletnější a zároveň největší objevenou fosilií tohoto druhu, pravděpodobně pošel na následky trichomonózy vzhledem k rozšíření lézí na lebce (Wolff *et al.*, 2009).



**Obr. 25** Hypotetická rekonstrukce choroby podobné ptačí trichomonóze založená na pozorování a fotodokumentaci současných ptáků s touto infekcí. Lze si všimnout žlutých lézí na vnitřní straně ústní dutiny a vnější straně spodní čelisti (převzato z Wolffa *et al.*, podle Glena, 2009).

---

<sup>9</sup> Field Museum of Natural History.

## 7 Vyhynutí dinosaurů

### 7.1 Teorie zániku

Společně s termoregulací patří velké vymírání na hranici K-T (křída-terciér) k těm nejdiskutovanějším tématům o dinosaurech. Staré názory z 19. a počátků 20. století o evolučním neúspěchu dinosaurů, jakožto hloupých a evolučně nepřizpůsobivých tvorů, jsou úplně překonány. Většina novějších hypotéz má však zásadní vady, jelikož se zaměřují pouze na vyhynutí dinosaurů a neberou v úvahu fakt, že na konci křídý vyhynulo daleko více skupin organismů, nebo nejsou dostatečně podpořeny vědeckými důkazy. Uvažovalo se například, že více a více úspěšnější savci zkonzumovali dinosauří vejce, tím snížili počty dinosaurů pod reprodukční mez a způsobili jejich vyhynutí. Savci však koexistovali s dinosaury už od svrchního triasu a ve fosilních záznamech není patrný zásadní nárůst jejich počtů ke konci křídý, takže nelze očekávat, že by se méně dominantní skupina živočichů náhle rozhodla najednou sníst všechna dinosauří vejce (Currie, osobní sdělení 2015).

Poinar (2008) tvrdí, že dinosaury vyhubila virová či bakteriální pandemie šířená hmyzem. Jako entomolog svou hypotézu podporuje z fosilních nálezů doloženou radiací hmyzu, který stejně jako dnes přenášel mikroby a viry, ty mohly být pro tehdejší faunu letální a způsobit globální epidemii. Poinar (2008) též spekuluje, že dinosauři neměli dobře vyvinutou imunitu, aby se mohli takové nákaze bránit. S jeho názory sympatizuje překvapivě velké množství odborné i laické veřejnosti, ale přesto je většina proti. Dinosauři obývali planetu přes 160 milionů let, virová a mikrobiální nákaza byl fakt, se kterým se s největší pravděpodobností setkávali pravidelně (nemoci, infekce ze zranění, atd.), čili museli disponovat dobře vyvinutou imunitou. Nejsou výjimkou nálezy fosilních kostí se zhojenými ranami způsobené jak zraněním, tak vyléčenou infekcí. Dnešní krokodýli, druzí nejbližší příbuzní dinosaurů, se často potýkají s infekcí kvůli zraněním způsobeným mezidruhovým i vnitrodruhovým bojem a jejich imunita je na velmi vysoké úrovni (Currie, osobní sdělení 2015). Hlavním protiargumentem zmíněné Poinarovy teorie je představa, že by jedna celosvětově rozšířená nemoc vyhladila tolik velkých a rozmanitých skupin organismů na konci křídý (dinosauři, mořští plazi, některé ryby, někteří savci, atd.), nebo současný vznik několika odlišných

chorob, které by zlikvidovaly tyto fylogeneticky pestré skupiny v tak krátkém časovém úseku.

Podle některých vědců mohl být příčinou vyhubení dinosaurů výbuch supernovy, která zasáhla Zemi smrtelnou dávkou radiace a eliminovala značné množství druhů na planetě. Tento názor se však těžko dokazuje i vyvrací (Buffetaut, 2005). Z nejméně pravděpodobných hypotéz můžeme zmínit teorii globálního oteplení způsobeného zvýšenou koncentrací metanu z dinosaurího zažívání, která je sice založena na funkčním matematickém modelu, ale absolutně nezohledňuje fyziologii a ekologii dinosaurů. A seznam možných příčin extinkce pokračuje přes nepřizpůsobení se na stravu krytosemenných rostlin, snížení biodiverzity a postupné vymření, regresi moří, náhlý problém s rozmnožováním až po likvidaci mimozemskou civilizací (Buffetaut, 2005).

Smysluplnější se jeví teorie změny globálního klimatu způsobená masivní vulkanickou aktivitou, která mohla zvýšit obsah oxidu uhličitého a prachových částic v atmosféře a změnit klima na desítky či stovky let. Důkazem jsou vrstvy sedimentů obsahující větší množství těchto částic svědčící o sopečné aktivitě, která vytvořila například Dekanské trapy v Indii, náhorní plošinu se stupňovitými stráněmi vulkanického původu odhadovaného stáří 60-68 Ma (Buffetaut, 2005).

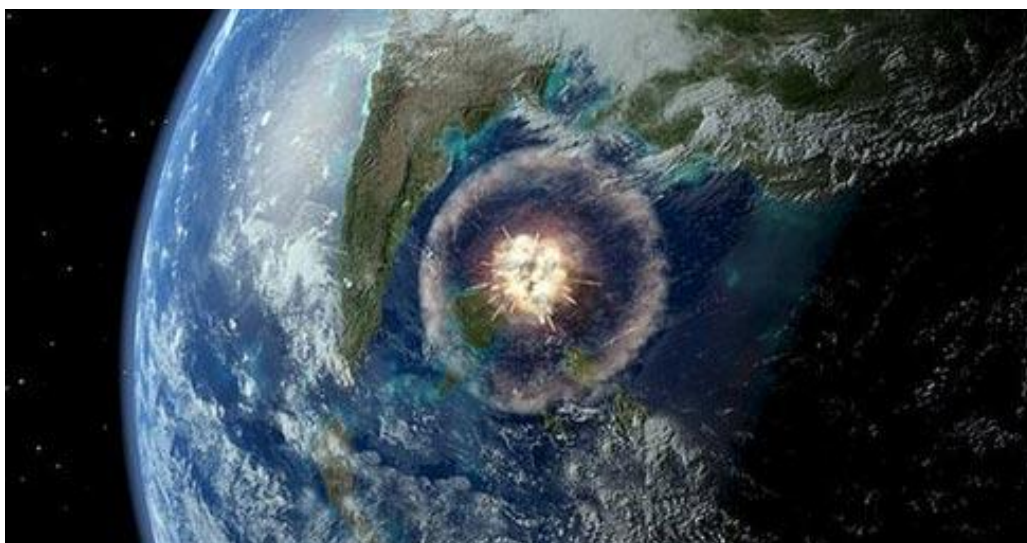
Nejrelevantnější a důkazy nejvíce podpořená je hypotéza srážky meteoritu se Zemí ke konci křídy. V průběhu 60. let 20. století byla tato teorie jednou z možných variant a postupem času přibývalo argumentů v její prospěch.

## **7.2 Chicxulubský meteorit**

Prvním bodem ve prospěch impaktové teorie byl v 80. letech 20. století nález vrstvy tmavého jílu při geologických výzkumech v Itálii bohatý na iridium. Mladší i starší sedimenty okolo iridiové vrstvy obsahovaly množství planktonních organizmů, ale vrstva samotná byla na fosilie velmi chudá (Currie, osobní sdělení 2015). Iridium je tvrdý kov, který se na Zemi vyskytuje ve velmi omezeném množství, ale je poměrně čteně zastoupen ve vesmírných tělesech, jako jsou meteority. Tato skutečnost vedla nálezce Alvareze se svým týmem k závěru, že na planetu dopadlo vesmírné těleso.

Následně byla jílová vrstva obsahující iridium objevena ve stejně starých sedimentech po celém světě, což svědčí o události globálního charakteru. Přestože mocnost vrstvy je malá, z geologického hlediska se jedná přibližně o milion let, takže přesně datovat onu událost nebylo možné. Při podrobnějším zkoumání bylo později v jílovém sedimentu objeveno velmi drobné množství niklspinelů. Niklspinely jsou minerály vznikající při extrémně vysokých teplotách a to pouze při dvou událostech: Výbuchu termonukleární bomby a nárazu vesmírného tělesa. Niklspinely doplnily nálezy šokových křemenů a tektitů, hornin vznikajících metamorfózou též jen při srážce s mimozemským tělesem nebo výbuchem termonukleární zbraně účinkem extrémního tlaku. Tyto horniny netvoří vrstvu v sedimentu, ale jsou v různé vzdálenosti a množství roztroušeny explozí, jako například u nás známé vltavíny, které pochází z dopadu meteoritu, jehož kráter leží v Bavorsku (Buffetaut, 2005).

Pro odpůrce teorie impaktu byl zásadní argument ten, že nebyl objeven kráter, který by dopad tělesa potvrdil. Ke konci 80. let 20. století při běžném geologickém průzkumu pro ropnou společnost Camargo a Penfield uskutečnili nález asi 180 km širokého kráteru, který leží pod vrstvou sedimentu na hraně mexického zálivu a poloostrova Yucatan, kde se dnes nachází město Chicxulub. Geologové provedli radiometrická měření, datovali kráter na stáří 65,5 milionů let, shodných s iridiovou vrstvou, a pojmenovali ho chixculubský kráter. Toto byl poslední důkaz, který nevyvratitelně potvrzuje, že na konci křídového období zasáhlo naši planetu velké mimozemské těleso a nepochybně způsobilo globální katastrofu (Buffetaut, 2005). Umělecká ilustrace dopadu meteoritu na Zemi je na obr. 26.



**Obr. 26** Náraz meteoritu o přibližné velikosti 10 km do oblasti dnešního poloostrova Yucatan v Mexiku na hranici křída-terciér (převzato z everythingdinosaur.co.uk, 2013).

### 7.3 Následky dopadu

Chicxulubský meteorit dopadl do mělkého moře, kde narazil na pevninu a způsobil masivní explozi. Síla výbuchu se u různých studií mění, jelikož není známo přesné složení a tím pádem hmotnost meteoritu, ale průměrné odhady hovoří o síle odpovídající  $10^{13}$  tun TNT (Buffetaut, 2005). V místě dopadu se zemská kůra roztavila a tlaková vlna výbuchu zlikvidovala beze zbytku vše v okruhu přibližně 1 500 km. Od místa impaktu se šířily až kilometr vysoké vlny tsunami, které zaplavily části pevniny v závislosti na vzdálenosti od dopadu, což je patrné v sedimentech z té doby (Currie, osobní sdělení 2015). Do výšky 15 km bylo vyvrženo obrovské množství prachu a roztaveného materiálu, který způsobil rozsáhlé požáry na polovině zemské kůry, a horniny zahřáté pádem z vyšších vrstev atmosféry zvýšily krátkodobě (v rámci několika hodin) teplotu zemského povrchu k odhadovaným 120-150°C. Vše živé, co nebylo v samotném dosahu exploze, tsunami nebo požárů a nenašlo úkryt, se upeklo zaživa. Zdvížený prach poté zastínil slunce přibližně na dobu 10 let s následkem snížení teplot světového klimatu a vyvržené sulfidy výrazně okyselily světové oceány (Buffetaut, 2005).

Na scénáři následků pro pozemský život se shodují všichni zastánci teorie srážky včetně Currieho (2015) a Buffetauta (2005): Do 6 měsíců po dopadu přestaly rostliny

a fytoplankton fotosyntetizovat, následoval úplný rozpad potravního řetězce. Mořští a terestriální herbivoři neměli potravu a začali postupně vymírat, následováni populacemi karnivorů. Snížení teplot vedlo ke změně oceánských proudů, to byla masivní rána pro mořské organizmy. Přežít katastrofu takového rozsahu dokázali malí savci, ptáci a dinosauři, kteří se mohli schovat pod zemí, v jeskyních nebo hustých nespálených lesích, a krokodýli a želvy, kteří našli útočiště v řekách. Z fosilních záznamů víme, že velká vymírání jsou vždy problematičtější pro oceánské tvory než pro ty sladkovodní (Currie, osobní sdělení 2015). Větší zástupci dinosaurů, mořských plazů, ryb, pterosaurů a obojživelníků byli téměř okamžitě vyhlazeni. Malí přeživší dinosauři mohli dle odhadů žít ještě desetitisíce, možná i statisíce let, ale kvůli nízkým počtům, změně prostředí a nastupující masivní radiaci savců, kteří přišli o svého největšího konkurenta, nedokázali úspěšně čelit a postupně vymřeli. Drobné fosilní nálezy kostí a zubů lze dohledat přibližně milion let za hranicí K-T (Currie, osobní sdělení 2015).

Posledním a určitě ne poledním příspěvkem k pádu meteoritu a jeho následkům je studie holandských vědců (Vellekoop *et al.*, 2014), kteří se zaměřili na ochlazení oceánů těsně po srážce. Metodou paleotermometrie, složitým procesem chemické přípravy vzorků a následné hmotnostní spektrometrie a chromatometrie, měřili změny produkce membránových lipidů drobných mořských mikroorganismů (*Thaumarchaeota*) ze sedimentů texaské řeky Brazos, jejichž tvorba je přímo závislá na teplotě. Výsledky ukazují, že teploty v oceánech se snížily o 3-7°C na dobu minimálně 10 let, což je pro většinu marinních organismů extrémní a často fatální změna (Vellekoop *et al.*, 2014).



## 8 Závěr

Předkládaná bakalářská práce se věnuje analýze současného stavu biologického poznání dravých zástupců dinosaurů z kladu Theropoda s ohledem na jejich anatomii, morfologii, fylogenezi, ekologii a etologii. Díky dnes dostupným moderním technologiím a metodám došlo v posledních dvou desetiletích k významné změně ve vnímání těchto vyhynulých plazů. Přestože mnoho otázek bylo zodpovězeno, přirozeně vyvstaly otázky nové a paleontologové se na ně snaží odpovědět.

V první části práce jsem krátce shrnul historii nálezů fosilií dinosaurů a poté jsem popisoval dnes všeobecně přijatou diagnózu a původ dinosaurů, rozdíly v anatomii a morfologii mezi základními dvěma skupinami (Saurischia a Ornithischia) a poznatky z taxonomie se zaměřením na evoluci teropodních dinosaurů. Dinosauri se vyvinuli během svrchního triasu z bipedních forem archosaurů v široce diverzifikovanou skupinu různorodých živočichů, která obývala téměř všechny suchozemské ekosystémy. Z teropodních dinosaurů se následně během mezozoika vyvinuli ptáci.

V druhé obsáhlejší části podrobněji charakterizují klad Theropoda, kde se zaměřuji na aktuální studie týkající se paleobiologie. Diskutuji ontogenezi, výzkum histologie fosilizovaných kostí a porovnávací metody, díky kterým jsou paleontologové schopni určit věk, hmotnost a rychlost růstu dinosaurů. Dále se zaměřuji na dinosaury, u kterých byla prokázána přítomnost opeření, což mj. změnilo dlouhodobý názor, že všichni dinosauri vypadali jako dnešní plazi. V některých případech je dokonce možné rekonstruovat zbarvení pernatého pokryvu pomocí analýzy melanosomů. V práci dále přibližuji problematiku endotermie, na kterou mezi vědci stále nepanuje stoprocentní shoda, i když se většina z nich přiklání k faktu, že teropodní dinosauri dokázali aktivně regulovat svou teplotu. Hlavní část textu obsahuje informace o predačních adaptacích (smyslová ústrojí, mechanismy pohybu a usmrcení kořisti), potravě a potravních návycích a etologii. Závěry vyplývající z těchto kapitol reprezentují současný stav výzkumu teropodních dinosaurů a jsou těžištěm celé práce.

Na konec uvádím nejpravděpodobnější hypotézu vyhynutí dinosaurů, kterou je impaktová teorie. Srážka s vesmírným tělesem ukončila éru vlády dinosaurů na Zemi po 150 milionech letech. Více než jedno století se vědci věnují studiu fosilií těchto

neuvěřitelných tvorů a stále je co objevovat. Pradávný svět dinosaurů přitahuje filmaře, spisovatele a nadšence, kteří dychtí po novinkách. I díky nim vyrůstá další generace paleontologů a podobný zájem mě přivedl k napsání této práce.

## Seznam použitých obrázků

**Obr. 1** Kresby druhu *Megalosaurus bucklandii*. Nahoře představa Owena a tehdejších vědců. Dole moderní rekonstrukce (převzato z <https://prehistoricwwb.wordpress.com/2012/03/25/megalosaurus-great-lizard/>, podle Mussoliniho, 2009). [Citováno 4. 2. 2015].

**Obr. 2** Ilustrace jednoho z prvních bazálních dinosaurů druhu *Eoraptor lunensis* s označeným místem nálezu v Jižní Americe (Valle de la Luna) a poměrem velikosti k člověku (převzato z <http://teratophoneus.deviantart.com/art/Eoraptor-lunensis-385353323>, podle Kunze, 2013). [Citováno 4. 2. 2015].

**Obr. 3** Nahoře kostra tyranosaura s popisem základních částí skeletu a dole se zvětšenými oblastmi předních a zadních končetin (podle Hartmana, 2013). [Citováno 11. 2. 2015].

**Obr. 4** Ilustrace lebky tyranosaurida s vyznačenými a popsány okny a jamkami (převzato z <http://www.skeletaldrawing.com/anatomy/>, podle Hartmana, 2012). [Citováno 11. 2. 2015].

**Obr. 5** Nahoře nákres triradiální pánve plazopánvých dinosaurů se zástupcem druhu *Allosaurus fragilis*. Dole rod *Stegosaurus* s tetraradiální pávní typickou pro ptakopánvé dinosaury (převzato z <http://www.britannica.com/EBchecked/media/141535/Pelvis-structure-in-saurischians-and-ornithischians>, 2014). [Citováno 4. 2. 2015].

**Obr. 6** Lebky 6 druhů dobře známých dravých dinosaurů (převzato z <http://carnivoraforum.com/topic/9781290/1/>, 2012). [Citováno 11. 2. 2015].

**Obr. 7** Fylogenetický strom kladu Dinosauria (převzato ze Sabola, 2007; podle Padiana v Currie&Padian, 1997).

**Obr. 8** Fylogeneze skupiny Avialae (převzato ze Sabola, 2007; podle Padiana v Currie&Padian, 1997).

**Obr. 9** Fylogeneze skupiny Avialae za předpokladu, že diagnostickým znakem je přítomnost opeření (převzato z Currieho, osobní sdělení 2015; podle Hacketta *et al.*, 2008).

**Obr. 10** Vidličná kost teropodního druhu *Aerosteon riocoloradensis* s vyznačenou vzduchovou dutinou (*pne*). Měřítko odpovídá 10 cm. Pohled zepředu (A) a zezadu (B) (převzato ze Serena *et al.*, 2008).

**Obr. 11** Mikrostruktura femuru zástupce z čeledi Hypsilophodontidae na prahu dospělosti. Na levém obrázku šipky značí růstové linie (LAG's) a tmavý konec na vrchní straně koncentraci růstových linií (EFS). Vpravo detail (převzato z Woodwardové *et al.*, 2011).

**Obr. 12** Počítačový 3D model tyranosaura vytvořený metodou laserového zobrazování LiDAR. Pohled laterálně zprava (A), dorzálně (B), kraniálně (C) a kraniolaterálně zprava (D) (převzato z Bateše *et al.*, 2009).

**Obr. 13** Holotyp opeřeného druhu *Sinosauropteryx prima* v mongolském muzeu. Peří je dobře viditelné na hřbetní straně od lebky až k ocasní části (převzato

z <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c5/Sinosauropteryxfossil.jpg>, 2007). [Citováno 5. 3. 2015].

**Obr. 14** Zjednodušený vývoj peří v 5 fázích vytvořený na základě fosilií opeřených dinosaurů a znalostech dnešních ptáků - fáze 1 (jednoduché vlákno), fáze 2 (svazek vláken), fáze 3 (nevětvený osten), fáze 4 (osten s praporem) a fáze 5 (plně vyvinuté pero k letu) (podle Willoughby, 2012).

**Obr. 15** Umělecká rekonstrukce zbarvení sinosauropteryxe vytvořená na základě výzkumu fosilizovaných melanosomů (převzato z webu <http://pwnz3r-dragon.deviantart.com/art/Sinosauropteryx-144171781>, podle PWNZ3R-Dragon, 2012). [Citováno 12. 2. 2015].

**Obr. 16** Výlitek mozkovny druhu *Tyrannosaurus rex* z muzea v Sydney, Austrálii. Vlevo je velmi nápadný zakulacený čichový kyj (*bulbus olfactorius*), horní a spodní výčnělky jsou nervové kanály (převzato z [http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/be/Tyrannosaurus\\_brain\\_austr.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/be/Tyrannosaurus_brain_austr.jpg), 2008). [Citováno 7. 3. 2015].

**Obr. 17** Nalevo je druh *Allosaurus fragilis* z bočního (A) a předního (B) pohledu. Binokulární vidění je limitováno vysokým čenichem, malými očima a nápadnou kostí slzní (*os lacrimale*) před očnicí. Vpravo je druh *Tyrannosaurus rex* z předního (A) a předobochního (B) pohledu. Na první pohled lze vidět významné zmenšení čenichu a posun očí do přední části hlavy. Měřítka odpovídá 5 cm (převzato ze Stevense, 2006).

**Obr. 18** 3D sken mozku tyranosaura s pohledy zboku (A), zespodu (B), shora (C), zepředu (D) a zezadu (E). Modře je vyznačena mozková tkáň, tmavě modře velké cévy, žlutě nervové kanály, růžově vnitřní ucho a červeně zásobní tepna. Zkratky popisují jednotlivé názvy mozkových struktur a kanálů (převzato z Witmera a Ridgelyho, 2009).

**Obr. 19** Levá zadní noha holotypu druhu *Deinonychus antirrhopus* se zdviženým druhým prstem disponujícím velkým drápem (převzato z [http://en.wikipedia.org/wiki/Deinonychus#mediaviewer/File:Deinonychus\\_patte\\_arriere\\_gauche.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/Deinonychus#mediaviewer/File:Deinonychus_patte_arriere_gauche.jpg), 2011). [Citováno 10. 3. 2015].

**Obr. 20** Rekonstrukce lebky a čelistního svalstva tyranosaura v životní velikosti (převzato z <http://news.nationalgeographic.com/news/2012/12/201212-t-rex-bite-bates-science-biology-letters-dinosaurs/>, 2012). [Citováno 10. 3. 2015].

**Obr. 21** *Sinocalliopteryx* jako lovec ze zálohy krmící se na dromeosauridovi a drobném praptákově rodu *Confuciusornis*. Umělecká rekonstrukce (převzato z Xing *et al.*, podle Chungta, 2012). [Citováno 17. 3. 2015].

**Obr. 22** Umělecká kresba spinosaura s typickou zářezovou plachtou a čelistmi uzpůsobenými k lovu ryb a jiných vodních živočichů (převzato z [http://img3.wikia.nocookie.net/\\_\\_cb20120112155112/jurassicpark/es/images/3/34/Spinosauropteryx-JP3-01.jpg](http://img3.wikia.nocookie.net/__cb20120112155112/jurassicpark/es/images/3/34/Spinosauropteryx-JP3-01.jpg), 2015). [Citováno 17. 3. 2015].

**Obr. 23** Holotyp druhu *Therizinosaurus cheloniformis*. Dokud nebyly nalezeny kompletnější fosilie, převažoval názor, že tyto masivní přední končetiny s drápy ve tvaru kósy využíval k sekání a trhání kořisti (převzato z [http://en.wikipedia.org/wiki/Therizinosaurus#/media/File:Therizinosaurus\\_arms.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/Therizinosaurus#/media/File:Therizinosaurus_arms.jpg), 2014). [Citováno 17. 3. 2015].

**Obr. 24** Umělecká rekonstrukce dospělého a dvou juvenilních zástupců druhu *Therizinosaurus*. Rodič využívá své silné přední končetiny k ohnutí stromu, aby se mláďata dostala k potravě (převzato z [http://fc01.deviantart.net/fs71/f/2014/061/9/b/therizinosaurus\\_by\\_damir\\_g\\_martin-d7841jm.jpg](http://fc01.deviantart.net/fs71/f/2014/061/9/b/therizinosaurus_by_damir_g_martin-d7841jm.jpg), podle Martina, 2012). [Citováno 17. 3. 2015].

**Obr. 25** Hypotetická rekonstrukce choroby podobné ptačí trichomonóze založená na pozorování a fotodokumentaci současných ptáků s touto infekcí. Lze si všimnout žlutých lézí na vnitřní straně ústní dutiny a vnější straně spodní čelisti (převzato z Wolff *et al.*, podle Glena, 2009). [Citováno 19. 3. 2015].

**Obr. 26** Náraz meteoritu o přibližné velikosti 10 km do oblasti dnešního poloostrova Yucatan v Mexiku (převzato z [http://blog.everythingdinosaur.co.uk/blog/\\_archives/2013/03/23/american-researchers-suggest-chicxulub-crater-made-by-comet.html](http://blog.everythingdinosaur.co.uk/blog/_archives/2013/03/23/american-researchers-suggest-chicxulub-crater-made-by-comet.html), 2013). [Citováno 9. 2. 2015].

## Seznam použitých informačních zdrojů

- AMIOT, Romain, E. BUFFETAUT, C. LECUYER, X. WANG, L. BOUDAD, Z. DING, F. FOUREL, S. HUTT, F. MARTINEAU, M. A. MEDEIROS, J. MO, L. SIMON, V. SUTEETHORN, S. SWEETMAN, H. TONG, F. ZHANG a Z. ZHOU. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* [online]. 2010-02-05, vol. 38, issue 2, s. 139-142 [cit. 2015-03-17]. DOI: 10.1130/G30402.1. Dostupné z: <http://geology.gsapubs.org/cgi/doi/10.1130/G30402.1>
- BAKKER, Robert T. a P. M. GALTON. Dinosaur Monophyly and a New Class of Vertebrates. *Nature* [online]. 1974, vol. 248, issue 5444, s. 168-172 [cit. 2015-02-23]. DOI: 10.1038/248168a0. Dostupné z: <http://www.nature.com/doi/doi/10.1038/248168a0>
- BAKKER, Robert T. *The Dinosaur heresies: New theories unlocking the mystery of the dinosaurs and their extinction*. New York: Morrow, 1986, 481 p. ISBN 06-880-4287-2.
- BAKKER, Robert T. *Červený raptor*. Praha: BETA, 2000. ISBN 80-862-7862-X.
- BATES, Karl T. a P. L. FALKINGHAM. Estimating maximum bite performance in *Tyrannosaurus rex* using multi-body dynamics. *Biology Letters* [online]. 2012-07-12, vol. 8, issue 4, s. 660-664 [cit. 2015-03-11]. DOI: 10.1098/rsbl.2012.0056. Dostupné z: <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsbl.2012.0056>
- BENSON, Roger B. J., T. H. RICH, P. VICKERS-RICH, M. HALL a A. A. FARKE. Theropod Fauna from Southern Australia Indicates High Polar Diversity and Climate-Driven Dinosaur Provinciality. *PLoS ONE* [online]. 2012-5-16, vol. 7, issue 5, e37122 [cit. 2015-02-06]. DOI: 10.1371/journal.pone.0037122. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0037122>
- BUFFETAUT, Éric. *Tak jako dinosauři: hromadná vymírání druhů a život na Zemi*. Praha: Argo, 2005. ISBN 80-720-3678-5.
- CODRON, Daryl, C. CARBONE, M. CLAUSS a A. A. FARKE. Ecological Interactions in Dinosaur Communities: Influences of Small Offspring and Complex Ontogenetic Life Histories. *PLoS ONE* [online]. 2013-10-30, vol. 8, issue 10, e77110 [cit. 2015-03-04]. DOI: 10.1371/journal.pone.0077110. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0077110>
- DEPALMA, Robert A., D. A. BURNHAM, L. D. MARTIN, B. M. ROTHSCILD a P. L. LARSON. Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2013-07-30, vol. 110, issue 31, s. 12560-12564 [cit. 2015-03-19]. DOI: 10.1073/pnas.1216534110. Dostupné z: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1216534110>
- EAGLE, Robert A., T. TUTKEN, T. S. MARTIN, A. K. TRIPATI, H. C. FRICKE, M. CONNELLY, R. L. CIFELLI a J. M. EILER. Dinosaur Body Temperatures Determined from Isotopic (<sup>13</sup>C-<sup>18</sup>O) Ordering in Fossil Biominerals. *Science* [online]. 2011-07-21, vol. 333, issue 6041, s. 443-445 [cit. 2015-02-05]. DOI: 10.1126/science.1206196. Dostupné z: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1206196>

EBERTH, David A., P. J. CURRIE. Stratigraphy, sedimentology, and taphonomy of the Albertosaurus bonebed (upper Horseshoe Canyon Formation; Maastrichtian), southern Alberta, Canada. This article is one of a series of papers published in this Special Issue on the theme Albertosaurus. *Canadian Journal of Earth Sciences* [online]. 2010, vol. 47, issue 9, s. 1119-1143 [cit. 2015-03-20]. DOI: 10.1139/E10-045. Dostupné z: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/E10-045>

FALKINGHAM, Peter L., Karl T. BATES a James O. FARLOW. Historical Photogrammetry: Bird's Paluxy River Dinosaur Chase Sequence Digitally Reconstructed as It Was prior to Excavation 70 Years Ago. *PLoS ONE* [online]. 2014-4-2, vol. 9, issue 4, e93247 [cit. 2015-03-20]. DOI: 10.1371/journal.pone.0093247. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0093247>

FANTI, Federico, A. CAU, M. HASSINE a M. CONTESSI. A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications* [online]. 2013-7-9, vol. 4, issue 2080, s. 1-7 [cit. 2015-02-28]. DOI: 10.1038/ncomms3080. Dostupné z: <http://www.nature.com/doi/abs/10.1038/ncomms3080>

FARLOW, James O., S. M. GATESY, T. R. HOLTZ, JR., J. R. HUTCHINSON a J. M. ROBINSON. Theropod Locomotion. *American Zoologist* [online]. 2000, vol. 40, issue 4, s. 640-663 [cit. 2015-03-12]. DOI: 10.1668/0003-1569(2000)040[0640:tl]2.0.co;2. Dostupné z: <http://icb.oxfordjournals.org/content/40/4/640.full.pdf+html>

FARLOW, James O. a T. R. HOLTZ, JR. The Fossil record of predation in dinosaurs. *Paleontological Society Papers* [online]. 2002, issue 8, s. 251-266 [cit. 2015-03-17]. Dostupné z: [https://scholar.google.cz/scholar?cluster=6416628527194207221&hl=cs&as\\_sdt=0,5&as\\_vis=1](https://scholar.google.cz/scholar?cluster=6416628527194207221&hl=cs&as_sdt=0,5&as_vis=1)

FOTH, Christian, S. EVERS, B. PABST, O. MATEUS, A. FLISCH, M. PATTHEY a O. W. M. RAUHUT. New insights into the lifestyle of Allosaurus (Dinosauria: Theropoda) based on another specimen with multiple pathologies. *PeerJ PrePrints* [online]. 2015, e824v1 [cit. 2015-03-12]. DOI: 10.7287/peerj.preprints.824v1. Dostupné z: <https://peerj.com/preprints/824v1.pdf>

FOWLER, Denver W., E. A. FREEDMAN a J. B. SCANNELLA. Predatory Functional Morphology in Raptors: Interdigital Variation in Talon Size Is Related to Prey Restraint and Immobilisation Technique. *PLoS ONE* [online]. 2009-11-25, vol. 4, issue 11, e7999 [cit. 2015-03-18]. DOI: 10.1371/journal.pone.0007999. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0007999>

FOWLER, Denver W., H. N. WOODWARD, E. A. FREEDMAN, P. L. LARSON, J. R. HORNER a A. GOSWAMI. Reanalysis of "Raptorex kriegsteini": A Juvenile Tyrannosaurid Dinosaur from Mongolia. *PLoS ONE* [online]. 2011-6-29, vol. 6, issue 6, e21376 [cit. 2015-03-03]. DOI: 10.1371/journal.pone.0021376. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0021376>

FOWLER, Denver W., E. A. FREEDMAN, J. B. SCANNELLA a R. E. KAMBIC. The Predatory Ecology of Deinonychus and the Origin of Flapping in Birds. *PLoS ONE* [online]. 2011-12-14, vol. 6, issue 12, e28964 [cit. 2015-03-18]. DOI:

10.1371/journal.pone.0028964. Dostupné z:  
<http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0028964>

GILLOOLY, James F., A. P. ALLEN a E. L. CHARNOV. Dinosaur Fossils Predict Body Temperatures. *PLoS Biology* [online]. 2006, vol. 4, issue 8, s. 1-13 [cit. 2015-02-23]. DOI: 10.1007/978-94-009-0409-5\_1. Dostupné z:  
<http://web.a.ebscohost.com.ezproxy.is.cuni.cz/ehost/pdfviewer/pdfviewer?sid=147c8085-27e0-4449-8226-c9dd913bb6d1%40sessionmgr4005&vid=1&hid=4101>

GRADY, John M., B. J. ENQUIST, E. DETTWEILER-ROBINSON, N. A. WRIGHT a F. A. SMITH. Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science* [online]. 2014-06-12, vol. 344, issue 6189, s. 1268-1272 [cit. 2015-02-05]. DOI: 10.1126/science.1253143. Dostupné z: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1253143>

GROSSI, Bruno, J. IRIARTE-DÍAZ, O. LARACH, M. CANALS, R. A. VÁSQUEZ a A. A. FARKE. Walking Like Dinosaurs: Chickens with Artificial Tails Provide Clues about Non-Avian Theropod Locomotion. *PLoS ONE* [online]. 2014-2-5, vol. 9, issue 2, e88458 [cit. 2015-03-11]. DOI: 10.1371/journal.pone.0088458. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0088458>

GRIEBELER, Eva Maria. Body Temperatures in Dinosaurs: What Can Growth Curves Tell Us?. *PLoS ONE* [online]. 2013-10-30, vol. 8, issue 10, e74317 [cit. 2015-02-05]. DOI: 10.1371/journal.pone.0074317. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0074317>

HOLTZ, JR., Thomas R. A Critical reappraisal of the obligate scavenging hypothesis for *Tyrannosaurus rex* and other tyrant dinosaurs. LARSON, Peter L. a K. CARPENTER. *Tyrannosaurus rex, the tyrant king*. Bloomington: Indiana University Press, 2008, s. 371-394. ISBN 0253350875.

HONE, David W. E., H. TISCHLINGER, X. XU, F. ZHANG a A. A. FARKE. The Extent of the Preserved Feathers on the Four-Winged Dinosaur *Microraptor gui* under Ultraviolet Light. *PLoS ONE* [online]. 2010-2-15, vol. 5, issue 2, e9223 [cit. 2015-02-10]. DOI: 10.1371/journal.pone.0009223. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0009223>

HONE, David W.E. a M. WATABE. New Information on Scavenging and Selective Feeding Behaviour of Tyrannosaurids. *Acta Palaeontologica Polonica* [online]. 2010, vol. 55, issue 4, s. 627-634 [cit. 2015-03-19]. DOI: 10.4202/app.2009.0133. Dostupné z: <http://www.app.pan.pl/article/item/app20090133.html>

HORNER, John R. a D. LESSEM. *The Complete T. rex*. New York: Simon, 1994. ISBN 06-718-9164-2.

HORNER, John R. a K. PADIAN. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2004-09-22, vol. 271, issue 1551, s. 1875-1880 [cit. 2015-03-04]. DOI: 10.1098/rspb.2004.2829. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2004.2829>

HUTCHINSON, John R. a M. GARCIA. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. *Nature* [online]. 2002, vol. 415, issue 6875, s. 1018-1021 [cit. 2015-03-12]. DOI: 10.1038/4151018a. Dostupné z: <http://search.proquest.com.ezproxy.is.cuni.cz/docview/204514542?accountid=15618>



HUTCHINSON, John R., Karl T. BATES, Julia MOLNAR, Vivian ALLEN a Peter J. MAKOVICKY. A Computational Analysis of Limb and Body Dimensions in *Tyrannosaurus rex* with Implications for Locomotion, Ontogeny, and Growth. *PLoS ONE* [online]. 2011-10-12, vol. 6, issue 10, e26037 [cit. 2015-03-20]. DOI: 10.1371/journal.pone.0026037. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0026037>

KIM, Bo Seong a M. HUH. Analysis of the acceleration phase of a theropod dinosaur based on a Cretaceous trackway from Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* [online]. 2010, vol. 293, 1-2, s. 1-8 [cit. 2015-03-11]. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.04.020. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018210002294>

MAREŠ, Jaroslav. *Záhada dinosaurů*. Praha: Svoboda - Libertas, 1993. ISBN 25-090-93.

MCCREA, Richard T., Lisa G. BUCKLEY, James O. FARLOW, Martin G. LOCKLEY, Philip J. CURRIE, Neffra A. MATTHEWS, S. George PEMBERTON. A 'Terror of Tyrannosaurs': The First Trackways of Tyrannosaurids and Evidence of Gregariousness and Pathology in Tyrannosauridae. *PLoS ONE* [online]. 2014-7-23, vol. 9, issue 7, e103613 [cit. 2015-03-20]. DOI: 10.1371/journal.pone.0103613. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0103613>

MEERS, Mason B. Maximum Bite Force and Prey Size of *Tyrannosaurus rex* and Their Relationships to the Inference of Feeding Behavior. *Historical Biology: A Journal of Paleobiology* [online]. 2003-8-1, vol. 16, issue 1, s. 1-12 [cit. 2015-03-11]. DOI: 10.1080/0891296021000050755. Dostupné z: <http://www.informaworld.com/openurl?genre=article>

NAISH, Darren. *Dinosaurři: Velká kniha objevů*. Praha: Svojtka, 2010. ISBN 978-80-256-0370-3.

O'CONNOR, Patrick M. a L. P. A. M. CLAESSENS. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature* [online]. 2005-7-14, vol. 436, issue 7048, s. 253-256 [cit. 2015-02-28]. DOI: 10.1038/nature03716. Dostupné z: <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nature03716>

O'GORMAN, Eoin J., D. W. E. HONE. Body Size Distribution of the Dinosaurs. *PLoS ONE* [online]. 2012-12-19, vol. 7, issue 12, e51925 [cit. 2015-03-05]. DOI: 10.1371/journal.pone.0051925. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0051925>

LAUTENSCHLAGER, Stephan, E. J. RAYFIELD, P. ALTANGEREL, L. E. ZANNO, L. M. WITMER a R. J. BUTLER. The Endocranial Anatomy of Therizinosauria and Its Implications for Sensory and Cognitive Function. *PLoS ONE* [online]. 2012-12-19, vol. 7, issue 12, e52289- [cit. 2015-03-18]. DOI: 10.1371/journal.pone.0052289. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0052289>

PADIAN, Kevin, A. J. de RICQLÈS a J. R. HORNER. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature* [online]. 2001, vol. 412, issue 6845, s. 405-408 [cit. 2015-03-04]. DOI: 10.1038/35086500. Dostupné z: <http://web.b.ebscohost.com.ezproxy.is.cuni.cz/ehost/detail/detail?sid=408808ab-862e->

4110-ad23-

e00a4c7bbddd%40sessionmgr4002&vid=0&hid=128&bdata=JkF1dGhUeXB1PWlwLHVpZCxlcmwmbGFuZz1jcyZzaXRIPWVob3N0LWxpdmU%3d#db=mdc&AN=EPTOC4985817

PERSONS, W. Scott a Philip J. CURRIE. Dinosaur Speed Demon: The Caudal Musculature of *Carnotaurus sastrei* and Implications for the Evolution of South American Abelisaurids. *PLoS ONE* [online]. 2011-10-17, vol. 6, issue 10, e25763 [cit. 2015-03-12]. DOI: 10.1371/journal.pone.0025763. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0025763>

PITTMAN, Michael, S. M. GATESY, P. UPCHURCH, A. GOSWAMI, J. R. HUTCHINSON a R. J. BUTLER. Shake a Tail Feather: The Evolution of the Theropod Tail into a Stiff Aerodynamic Surface. *PLoS ONE* [online]. 2013-5-15, vol. 8, issue 5, e63115- [cit. 2015-02-27]. DOI: 10.1371/journal.pone.0063115. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0063115>

POINAR, George a R. POINAR. *What bugged the dinosaurs?: insects, disease, and death in the Cretaceous*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 2008. ISBN 06-911-2431-0.

PONTZER, Herman, V. ALLEN, J. R. HUTCHINSON a A. A. FARKE. Biomechanics of Running Indicates Endothermy in Bipedal Dinosaurs. *PLoS ONE* [online]. 2009-11-11, vol. 4, issue 11, e7783 [cit. 2015-02-05]. DOI: 10.1371/journal.pone.0007783. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0007783>

ROČEK, Zbyněk. *Historie obratlovců: evolve, fylogeneze, systém*. Praha: Academia, 2002. ISBN 80-200-0858-6.

SABOL, Martin. *Systematická paleontológia stavovcov dinosauria*. Bratislava: Univerzita Komenského, 2007. ISBN 978-802-2322-638.

SCHWEITZER, Mary H., J. L. WITTMAYER a J. R. HORNER. Gender-Specific Reproductive Tissue in Ratites and *Tyrannosaurus rex*. *Science* [online]. 2005-06-03, vol. 308, issue 5727, s. 1456-1460 [cit. 2015-03-03]. DOI: 10.1126/science.1112158. Dostupné z: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1112158>

SEELEY, Harry G. On the Classification of the Fossil Animals Commonly Named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* [online]. 1887-01-01, vol. 43, 258-265, s. 165-171 [cit. 2015-03-25]. DOI: 10.1098/rspl.1887.0117. Dostupné z: <http://rspl.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspl.1887.0117>

SELLERS, William I. a P. L. MANNING. Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2007-11-07, vol. 274, issue 1626, s. 2711-2716 [cit. 2015-03-12]. DOI: 10.1098/rspb.2007.0846. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2007.0846>

SERENO, Paul C., R. N. MARTINEZ, J. A. WILSON, D. J. VARRICCHIO, O. A. ALCOBER, H. C. E. LARSSON a T. KEMP. Evidence for Avian Intrathoracic Air Sacs in a New Predatory Dinosaur from Argentina. *PLoS ONE* [online]. 2008-9-30, vol. 3, issue 9, e3303 [cit. 2015-02-28]. DOI: 10.1371/journal.pone.0003303. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0003303>

- SERENO, Paul C., L. TAN, S. L. BRUSATTE, H. J. KRIEGSTEIN, X. ZHAO a K. CLOWARD. Tyrannosaurid Skeletal Design First Evolved at Small Body Size. *Science* [online]. 2009-10-15, vol. 326, issue 5951, s. 418-422 [cit. 2015-03-25]. DOI: 10.1126/science.1177428. Dostupné z: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1177428>
- SNIVELY, Eric, D. M. HENDERSON a D. S. PHILLIPS. Fused and vaulted nasals of tyrannosaurid dinosaurs: Implications for cranial strength and feeding mechanics. *Acta palaeontologica Polonica* [online]. 2006, vol. 51, issue 3, s. 435-454 [cit. 2015-03-11]. Dostupné z: <https://www.app.pan.pl/archive/published/app51/app51-435.pdf>
- SNIVELY, Eric, J. R. COTTON, R. RIDGELY a L. M. WITMER. Multibody dynamics model of head and neck function in Allosaurus (Dinosauria, Theropoda). *Palaeontologia electronica* [online]. College Station, Tex.: Coquina Press, 2013, vol. 16, issue 2, s. 29 [cit. 2015-03-18]. Dostupné z: [palaeo-electronica.org/content/2013/389-allosaurus-feeding](http://palaeo-electronica.org/content/2013/389-allosaurus-feeding)
- SOCHA, Vladimír. Bambiraptor: Nelétavý orel doby křídové. In: *DinosaurusBlog* [online]. 2011 [cit. 2015-03-09]. Dostupné z: <https://dinosaurusblog.wordpress.com/2011/04/15/889654-bambiraptor-neletavy-orel-doby-kridove/>
- STEVENS, Kent A. Binocular vision in theropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* [online]. 2006, vol. 26, issue 2, s. 321-330 [cit. 2015-03-05]. DOI: 10.1671/0272-4634(2006)26[321:bvitd]2.0.co;2. Dostupné z: [http://www.reocities.com/Athens/Bridge/4602/theropod\\_binocularvision.pdf](http://www.reocities.com/Athens/Bridge/4602/theropod_binocularvision.pdf)
- SUES, Hans-Dieter, E. FREY, D. M. MARTILL a D. M. SCOTT. Irritator challengeri, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* [online]. 2002-09-19, vol. 22, issue 3, s. 535-547 [cit. 2015-03-17]. DOI: 10.1671/0272-4634(2002)022[0535:ICASDT]2.0.CO;2. Dostupné z: [http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0535:ICASDT\]2.0.CO;2](http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1671/0272-4634(2002)022[0535:ICASDT]2.0.CO;2)
- SWITEK, Brian. Time to slay the T. rex scavenger “Debate”. In: <http://www.nationalgeographic.com/> [online]. 2013 [cit. 2015-03-13]. Dostupné z: <http://phenomena.nationalgeographic.com/2013/07/16/time-to-slay-the-t-rex-scavenger-debate/>
- VELLEKOOP, J., A. SLUIJS, J. SMIT, S. SCHOUTEN, J. W. H. WEIJERS, J. S. SINNINGHE DAMSTE a H. BRINKHUIS. Rapid short-term cooling following the Chicxulub impact at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2014-05-27, vol. 111, issue 21, s. 7537-7541 [cit. 2015-02-08]. DOI: 10.1073/pnas.1319253111. Dostupné z: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1319253111>
- WERNER, Jan a E. M. GRIEBELER. New Insights into Non-Avian Dinosaur Reproduction and Their Evolutionary and Ecological Implications: Linking Fossil Evidence to Allometries of Extant Close Relatives. *PLoS ONE* [online]. 2013-8-21, vol. 8, issue 8, e72862 [cit. 2015-03-04]. DOI: 10.1371/journal.pone.0072862. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0072862>

- WILLOUGHBY, Emily. Feather evolution. WILLOUGHBY. *Paleoart and bird illustration* [online]. 2012 [cit. 2015-02-14]. Dostupné z: <http://emilywilloughby.com/gallery/skeletals-and-diagrams/feather-evolution>
- WITMER, Lawrence M. Nostril Position in Dinosaurs and Other Vertebrates and Its Significance for Nasal Function. *Science* [online]. 2001, vol. 293, issue 5531, s. 850-853 [cit. 2015-03-08]. DOI: 10.1007/springerreference\_43484. Dostupné z: <http://web.b.ebscohost.com/ehost/pdfviewer/pdfviewer?sid=efdd0312-7aee-431d-a06e-b0ec21d8cc36%40sessionmgr114&vid=1&hid=118>
- WITMER, Lawrence M., S. CHATTERJEE, J. FRANZOSA a T. ROWE. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature* [online]. 2003, vol. 425, issue 6961, s. 68-77 [cit. 2015-03-08]. DOI: 10.1525/california/9780520233157.003.0004. Dostupné z: <http://search.proquest.com.ezproxy.is.cuni.cz/docview/204521254?accountid=15618>
- WITMER, Lawrence M. a R. C. RIDGELY. The Paranasal Air Sinuses of Predatory and Armored Dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and Their Contribution to Cephalic Structure. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* [online]. 2008, vol. 291, issue 11, s. 9-26 [cit. 2015-03-07]. DOI: 10.1201/b14448-3. Dostupné z: <http://onlinelibrary.wiley.com.ezproxy.is.cuni.cz/doi/10.1002/ar.20794/epdf>
- WITMER, Lawrence M. a R. C. RIDGELY. New Insights Into the Brain, Braincase, and Ear Region of Tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with Implications for Sensory Organization and Behavior. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* [online]. 2009, vol. 292, issue 9, s. 1266-1296 [cit. 2015-03-07]. DOI: 10.1002/ar.20983. Dostupné z: [http://www.oucom.ohio.edu/dbms-witmer/Downloads/2009\\_Witmer\\_%26\\_Ridgely\\_tyrannosaur\\_brains\\_%26\\_ears.pdf](http://www.oucom.ohio.edu/dbms-witmer/Downloads/2009_Witmer_%26_Ridgely_tyrannosaur_brains_%26_ears.pdf)
- WOODWARD, Holly N., T. H. RICH, A. CHINSAMY, P. VICKERS-RICH a A. A. FARKE. Growth Dynamics of Australia's Polar Dinosaurs. *PLoS ONE* [online]. 2011-8-3, vol. 6, issue 8, e23339 [cit. 2015-02-05]. DOI: 10.1371/journal.pone.0023339. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0023339>
- WOLFF, Ewan D. S., S. W. SALISBURY, J. R. HORNER a D. J. VARRICCHIO. Common Avian Infection Plagued the Tyrant Dinosaurs. *PLoS ONE* [online]. 2009-9-30, vol. 4, issue 9, e7288 [cit. 2015-03-19]. DOI: 10.1371/journal.pone.0007288. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0007288>
- WROE, Stephen, D. R. HUBER, M. LOWRY, C. MCHENRY, K. MORENO, P. CLAUSEN, T. L. FERRARA, E. CUNNINGHAM, M. N. DEAN a A. P. SUMMERS. Three-dimensional computer analysis of white shark jaw mechanics: How hard can a great white bite?. *Journal of Zoology* [online]. 2008, vol. 276, issue 4, s. 336-342 [cit. 2015-03-11]. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2008.00494.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-7998.2008.00494.x>
- XING, Lida, P. R. BELL, W. S. PERSONS, S. JI, T. MIYASHITA, M. E. BURNS, Q. JI, P. J. CURRIE a A. A. FARKE. Abdominal Contents from Two Large Early Cretaceous Compsognathids (Dinosauria: Theropoda) Demonstrate Feeding on Confuciusornithids and Dromaeosaurids. *PLoS ONE* [online]. 2012-8-29, vol. 7, issue

8, e44012 [cit. 2015-03-18]. DOI: 10.1371/journal.pone.0044012. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0044012>

XING, Lida, W. S. PERSONS, P. R. BELL, X. XU, J. ZHANG, T. MIYASHITA, F. WANG a P. J. CURRIE. Piscivory in the feathered dinosaur Microraptor. *Evolution* [online]. 2013, vol. 67, issue 8, s. 2441-2445 [cit. 2015-03-17]. DOI: 10.1111/evo.12119. Dostupné z: <http://onlinelibrary.wiley.com.ezproxy.is.cuni.cz/doi/10.1111/evo.12119/epdf>

XU, Xing, K. WANG, K. ZHANG, Q. MA, L. XING, C. SULLIVAN, D. HU, S. CHENG a S. WANG. A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature* [online]. 2012-4-4, vol. 484, issue 7392, s. 92-95 [cit. 2015-02-10]. DOI: 10.1038/nature10906. Dostupné z: <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nature10906>

ZANNO, Lindsay E. A taxonomic and phylogenetic re-evaluation of Therizinosauria (Dinosauria: Maniraptora). *Journal of Systematic Palaeontology* [online]. 2010, vol. 8, issue 4, s. 503-543 [cit. 2015-03-18]. DOI: 10.1080/14772019.2010.488045. Dostupné z: <http://web.a.ebscohost.com/ehost/pdfviewer/pdfviewer?sid=14747368-b787-4387-a4e6-8c6a3c980c75%40sessionmgr4003&vid=1&hid=4114>

ZANNO, Lindsay E. a P. J. MAKOVICKY. No evidence for directional evolution of body mass in herbivorous theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2012-11-28, vol. 280, issue 1751, s. 20122526-20122526 [cit. 2015-03-17]. DOI: 10.1098/rspb.2012.2526. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2012.2526>

ZHANG, Fucheng, S. L. KEARNS, P. J. ORR, M. J. BENTON, Z. ZHOU, D. JOHNSON, X. XU a X. WANG. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* [online]. 2010-1-27, vol. 463, issue 7284, s. 1075-1078 [cit. 2015-02-10]. DOI: 10.1038/nature08740. Dostupné z: <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nature08740>